

Série.....(A)
N° de Série 1383.
N° d'ordre 2248.

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

L. LUBINSKA

licenciée ès sciences

1^{re} THÈSE. — Contribution à l'étude des reflexes non-itératifs
(Le reflexe linguo-maxillaire).

2^{me} THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 26 JANV 1933 devant la Commission d'examen.

MM. L. LAPICQUE, *Président*

M. JAVILLIER }
H. LAUGIER } *Examineurs*

PARIS

GASTON DOIN & C^{ie}, ÉDITEURS

8, PLACE DE L'ODÉON, 8

1933



Digitized by the Internet Archive
in 2026

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

Doyen honoraire M. MOLLIARD.

Professeurs honoraires,
 H. LE CHATELIER.
 H. LEBESGUE.
 A. FERNBACH.
 A. LEDUC.
 Emile PICARD.
 Rémy PERRIER.
 Léon BULLOUIN.
 A. DEREINS.

Professeurs
 E. GOURSAT Analyse supérieure et algèbre supérieure.
 P. JANET Electrotechnique générale.
 F. WALLERANT Minéralogie.
 P. PAINLEVÉ Mécanique analytique et mécanique céleste.
 M. CAULLERY Zoologie (Evolution des êtres organisés).
 Emile BOREL Calcul des probabilités et Physique mathém.
 H. ABRAHAM Physique.
 M. MOLLIARD Physiologie végétale.
 E. CARTAN Géométrie supérieure.
 Gabriel BERTRAND Chimie biologique.
 Jean PERRIN Chimie physique.
 L. LAPICQUE Physiologie générale.
 M^{me} P. CURIE Physique générale et radioactivité.
 G. URBAIN Chimie générale.
 L. MARCHIS Aviation.
 E. VESSIOT Théorie des fonctions et théorie des transformations.
 A. COTTON Physique générale.
 J. DRACH Application de l'analyse à la géométrie.
 Charles FABRY Physique.
 R. LESPIEAU Théories chimiques.
 P. PORTIER Physiologie comparée.
 Charles PÉREZ Zoologie.
 É. BLAISE Chimie organique.
 P.-A. DANGEARD Botanique.
 Léon BERTRAND Géologie structurale et géologie appliquée.
 E. RABAUD Biologie expérimentale.
 G. JULIA Calcul différentiel et calcul intégral.
 Paul MONTEL Mécanique rationnelle.
 V. AUGER Chimie appliquée.
 P. WINTREBERT Anatomie et histologie comparées.
 O. DUBOSQ Biologie maritime.
 Eugène BLOCH Physique théorique et physique céleste.
 N. Etude des combustibles.
 L. LUTAUD Géographie physique et géologie dynamique.
 Henri VILLAT Mécanique des fluides et applications.
 Ch. JACOB Géologie.
 P. PASCAL Chimie minérale.
 E. ESCLANGON Astronomie.
 H. BÉNARD Mécanique expérimentale des fluides.
 C. MAUGUIN Minéralogie.
 L. BLARINGHEM Botanique.
 A. GUILLIERMOND Botanique (P. C. N.).
 A. DENJOY Mathématiques générales.
 A. DUFOUR Physique (P. C. N.).
 H. BEGHIN Mécanique physique et expérimentale.
 DE BROGLIE Théories physiques.

E. PÉCHARD Chimie (Enseig^t P. C. N.).
 A. GUILLET Physique.
 M. GUICHARD Chimie minérale.
 A. MICHEL-LÉVY Pétrographie.
 H. MOUTON Chimie physique.
 L. DUNOYER Optique appliquée.
 M. JAVILLIER Chimie biologique.
 ROBERT-LÉVY Zoologie.
 A. DÉBIERNE Radioactivité.
 E. DARMOIS Physique.
 G. BRUHAT Physique.
 F. PICARD Zoologie (Evolution des êtres organisés).
 L. JOLEAUD Paléontologie.
 M. FRÉCHET Calcul des Probabilités et
 Physiques mathématiques.
 M^{me} RAMART-LUCAS Chimie organique.

FOCH Mécanique expérimentale des fluides.
 PAUTHENIER Physique (P. C. N.)
 VILLEY Mécanique physique et expérimentale.
 LABROUSTE Physique du Globe.
 FREUNDLER Chimie (P. C. N.).
 PRENANT Zoologie.
 P. JOB Chimie générale.
 CHRÉTIEN Optique appliquée.
 BOHN Zoologie (P. C. N.).
 COMBES Sciences naturelles (P. C. N.).
 GARNIER Mécanique rationnelle.
 PÈRES Mécanique des fluides.
 LAUGIER Physiologie générale.
 TOUSSAINT Technique Aeronautique.
 HACKSPILL Chimie (P. C. N.).

Secrétaire A. PACAUD.

Secrétaire honoraire D. TOMBECK.



Le présent travail a été effectué au Laboratoire de Physiologie Générale de la Sorbonne. Je tiens à exprimer à M. L. Lapique toute ma gratitude pour le temps que j'ai passé dans son Laboratoire, à dire combien important a été pour moi son enseignement et quelle émotion et stimulus puissant pour le travail scientifique constituait chacun de ses cours.

Monsieur H. Laugier m'a guidé au début de mon travail scientifique. L'objet de cette thèse, l'étude du réflexe linguo-maxillaire, a été effectué en grande partie avec sa collaboration ou sur ses conseils. Je voudrais aussi le remercier tout particulièrement de la façon attentive et aimable dont il s'est occupé de mes problèmes matériels pendant tout mon séjour au Laboratoire.

Mademoiselle Marcelle Beauvallet, dont l'amitié m'est très chère, a bien voulu se charger en mon absence de la correction des épreuves. Qu'elle accepte mes remerciements sincères.

Je voudrais également exprimer ma reconnaissance et mes sentiments amicaux à tous les camarades du Laboratoire et au personnel technique dont l'aide m'a été précieuse dans de nombreuses occasions.

L'exécution de ce travail a été rendue possible en grande partie grâce à la subvention Arconati-Visconti qui m'a été attribuée par la Faculté des Sciences de l'Université de Paris à trois reprises : en 1929-30, 1930-31 et 1931-32; et si j'ai pu faire imprimer cette thèse, c'est grâce à une subvention de la Faculté des Sciences, que j'assure ici de ma profonde reconnaissance.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES RÉFLEXES NON-ITÉRATIFS

(Le réflexe linguo-maxillaire)

PAR L. LUBINSKA.

INTRODUCTION

On peut diviser les réflexes en deux groupes :

I. — Ceux que l'on peut déclancher par un stimulus électrique unique.

II. — Ceux qui pour apparaître exigent la répétition des stimuli à un rythme suffisamment rapide.

Les premiers peuvent être considérés, suivant la terminologie de L. LAPICQUE, comme appareils physiologiques *non-itératifs*, les seconds comme appareils *itératifs*.

Cette division n'est pas équivalente à celle de LIDDELL et SHERRINGTON en *réflexes d'emblée* et *réflexes à recrutement*.

Voici, en effet, les principaux traits des deux types de réflexes caractérisés par ces auteurs (37, 38).

La réaction d'emblée. — La stimulation itérative de fréquence et d'intensité constantes appliquée au nerf sensitif, met en jeu dans ces réflexes dès le début un certain nombre de neurones moteurs innervant le muscle considéré. Ce nombre est plus ou moins grand suivant l'intensité du stimulus, *mais il n'augmente pas lorsqu'on continue la stimulation*. Il se maintient dans beaucoup de cas tant que la stimulation continue ; parfois cependant, en particulier lorsqu'il s'agit des stimuli faibles ou des réflexes faibles, le nombre initial de neurones actifs diminue progressivement, malgré la continuation de la stimulation.

« Dans ce type de réflexes l'intensité de la réaction est déterminée, toutes conditions égales d'ailleurs, par l'intensité du stimulus. Un stimulus fort met en jeu un plus grand nom-

bre de neurones moteurs qu'un stimulus faible ; la simple augmentation de durée de la stimulation (*) n'augmente pas la contraction réflexe ; cette dernière tend, au contraire, à diminuer quand la stimulation continue. En d'autres termes, des deux caractéristiques de la stimulation externe, *intensité* et *durée*, la première seule détermine dans ce type de réflexes l'intensité de la réaction » (37, p. 318).

Les réflexes à recrutement, par contre, sont caractérisés par la propriété suivante : l'itération du stimulus met en jeu progressivement les neurones moteurs qui n'ont pas réagi dans les premiers instants de la stimulation. Le recrutement une fois commencé, continue à progresser même après la cessation de la stimulation et ceci pendant un temps qui peut être beaucoup plus long que la latence apparente du réflexe.

Si l'on compare le myogramme du tétanos réflexe au myogramme du même muscle obtenu par excitation tétanisante de son nerf moteur, on voit une analogie très poussée dans le cas d'un réflexe d'emblée et des différences importantes dans le cas d'un réflexe à recrutement.

« Le recrutement ou son absence apparaît ainsi comme caractère distinctif des deux groupes de réflexes » (38).

On voit que c'est la nature de la réaction réflexe qui constitue la base de la classification de SHERRINGTON. Cette classification est-elle superposable à celle faite au début, basée sur les caractères du stimulus (unique ou itératif) nécessaire pour déclencher le réflexe ?

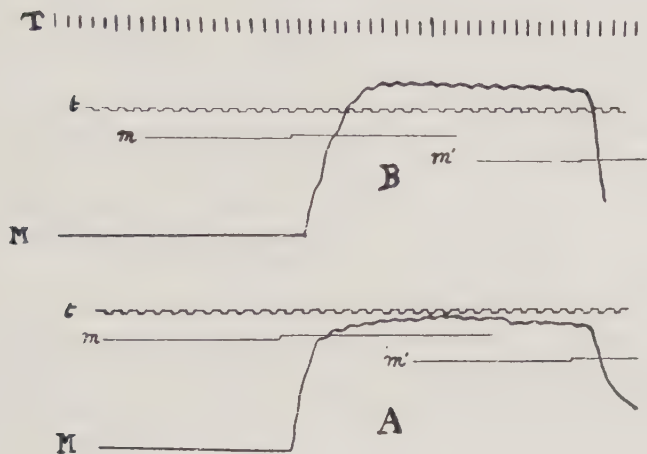
Un réflexe d'emblée type, celui à propos duquel ce terme a été créé, le réflexe de flexion de la patte postérieure du chat spinal, peut être aisément obtenu par un stimulus électrique unique appliqué au nerf sensitif (55, 17, 45).

Quant aux réflexes à recrutement on trouve des renseignements intéressants à ce point de vue dans le travail déjà cité de LIDDELL et SHERRINGTON (37).

Voici en quoi ils consistent.

SHERRINGTON compare l'amplitude maxima obtenue par un

(*) « Mere lengthening of the duration of the stimulus » — dans les expériences qui sont à la base de ces considérations, SHERRINGTON employait pour provoquer les réflexes les séries d'ondes d'ouverture d'une bobine d'induction ; la phrase citée signifie par conséquent *répétition* des stimuli, la durée et l'intensité de chaque stimulus individuel restant constante.



I.

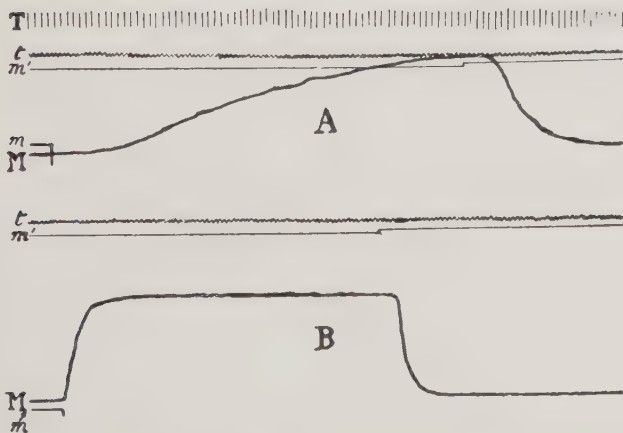


FIG. 1.

I. — A. réflexe croisé d'extension. Fréquence des stimuli 38 par seconde. — B. tétanos du même muscle obtenu par la stimulation de son nerf moteur. Fréquence des stimuli 38 par seconde. — T. temps en $0^{\text{sec}}04$; m. commencement de stimulation; m'. cessation de stimulation. (Liddell et Sherrington, Proc. Roy. Soc., 1923, XCV, B, 321.)

II. — A. réflexe direct de flexion. Fréquence des stimuli 39 par seconde. — B. tétanos du même muscle obtenu par stimulation de son nerf moteur. Fréquence des stimuli 39 par seconde. — T. temps en $0^{\text{sec}}02$; m. commencement de stimulation; m'. cessation de stimulation. (Liddell et Sherrington, Proc. Roy. Soc., 1923, XCV, B, 313.)

choc d'induction unique à l'amplitude maxima obtenue par stimulation téтанisante.

S'il applique le stimulus au nerf moteur d'un des muscles impliqués dans le réflexe croisé d'extension, le rapport d'amplitude obtenue par choc unique à celle que l'on obtient par stimulation téтанisante est compris entre 0,16 et 0,45. Si, au lieu d'appliquer ces stimuli au nerf moteur, on les applique au nerf sensitif, mettant en jeu par voie réflexe le même muscle, le rapport analogue d'amplitude de la contraction réflexe provoquée par un stimulus unique à celle qui est obtenue par une stimulation téтанisante est compris entre 0 et 0,11. En d'autres mots il y a des cas où un stimulus unique est insuffisant pour déclencher une réaction réflexe si fort soit-il ; dans d'autres cependant (dans ceux où le rapport est plus grand que 0), *certaines neurones moteurs*, parfois un dixième environ du centre entier, *peuvent être, même dans les réflexes à recrutement mis en jeu par un stimulus électrique unique appliqué au nerf sensitif*.

Les centres des réflexes à recrutement sont donc hétérogènes au point de vue de la classification d'après la nature du stimulus. Certains de leurs neurones sont excités par un stimulus unique, tandis que les autres ne peuvent être mis en activité que par une série de stimuli, série pouvant comporter pour certains d'entre eux plusieurs centaines d'ondes d'induction.

La réaction des réflexes non-itératifs provoquée par un stimulus unique, consiste très souvent non pas en une secousse unique, mais en un bref téтанos (SHERRINGTON et SOWTON, 55, DREYER et SHERRINGTON, 17, SASSA et SHERRINGTON, 45, LAUGHTON, 32 et autres).

Ce fait soulève le problème suivant : lorsqu'on applique un stimulus efficace au nerf sensitif, est-ce un seul influx qu'on y engendre ou une série d'influx ? Cette question est discutée par SHERRINGTON (51).

On sait que les secousses « supra-maximales » que l'on peut obtenir dans une préparation périphérique neuro-musculaire lorsqu'on applique au nerf moteur les stimuli très forts, sont considérées comme des téтанos brefs dus à la production dans le nerf moteur d'une série d'influx au lieu d'un influx unique.

Il faudrait admettre que dans la fibre sensitive le même phé-

nomène apparaît pour des stimuli 100 fois plus faibles que ceux qui sont nécessaires pour produire une série d'influx dans la fibre motrice, pour attribuer au même mécanisme l'apparition du téтанos réflexe. Or, ceci est peu vraisemblable. D'autre part le nombre d'influx moteurs produits par voie réflexe à l'aide d'un stimulus unique varie suivant le niveau de section de l'axe cérébro-spinal : il apparaît, toutes conditions égales d'ailleurs, plus d'influx chez l'animal spinal que chez l'animal décérébré (section entre les tubercules quadrijumeaux antérieurs et postérieurs).

Ces faits amènent SHERRINGTON à la conclusion suivante : bien que la production d'une série d'influx dans la fibre sensitive soit possible pour les stimuli isolés forts, elle n'est pas la cause de la réaction multiple, cette dernière ayant lieu même lorsque les stimuli appliqués au nerf sensitif sont faibles ou moyens.

Les auteurs qui ont étudié les courants d'action des nerfs ne signalent pas de réponses rythmées à un stimulus électrique unique sauf quand ce dernier est très fort ou très prolongé. La plupart des nerfs étudiés étant mixtes, les influx rythmés qui seraient engendrés dans les fibres sensibles seraient certainement remarqués. Il semble donc que l'on peut admettre la conclusion de SHERRINGTON et considérer les réflexes obtenus par un stimulus unique, faible ou modéré, comme déclanchés par un influx sensitif unique.

Bien que la plupart des stimuli naturels produisent dans les nerfs sensibles des séries d'influx, il est intéressant d'étudier les mécanismes centraux que l'on peut déclancher par un influx unique. Dans ces arcs réflexes un influx unique d'un neurone sensitif excite les neurones centraux, l'influx ou les influx de ces derniers mettent en activité les neurones moteurs et finalement les influx des neurones moteurs déclanchent la réaction des organes effecteurs.

Chaque fois que l'excitation d'un nerf sensitif produit une réaction réflexe, c'est par l'intermédiaire de ces activités successives que le phénomène s'effectue, le stimulus externe n'étant appliqué qu'au premier élément de l'arc, au neurone sensitif (sauf peut-être pour certains réflexes, dont les arcs ne

seraient constitués que par deux neurones, l'influx du neurone sensitif excitant directement le neurone moteur).

Or, voici d'après la conception de L. LAPICQUE (28, p. 150) les conditions nécessaires pour que cet ensemble des phénomènes puisse avoir lieu. « Chaque élément anatomique compte le temps avec une unité qui lui est propre. Dans un neurone donné, l'influx nerveux d'une part, l'excitabilité de l'autre, sont réglés sur cette unité particulière. D'autre part, l'influx d'un neurone parvenant à un autre élément n'est efficace pour exciter celui-ci qu'à condition que les caractéristiques chronologiques de l'un et de l'autre soient égales ou au moins voisines. Autrement dit l'influx passera facilement d'un neurone à un autre si tous deux sont *isochrones* et ne passera pas du tout s'il y a entre eux un *hétérochronisme* assez marqué. »

D'après cette théorie, par conséquent, dans les réflexes que l'on peut provoquer par un influx sensitif unique, il n'y a pas d'hétérochronisme important entre deux éléments successifs de l'arc réflexe. L'obstacle que constitue un élément à grande chronaxie intercalé sur le trajet de l'influx nerveux peut être franchi physiologiquement grâce à l'addition latente. Une série d'influx se succédant rapidement est alors nécessaire.

L'étude des réflexes non-itératifs peut donc fournir les éléments qui contribueraient à confirmer ou à infirmer cette théorie. Mais même en dehors de cela l'étude de ces réflexes présente des avantages de simplicité, le facteur fréquence étant éliminé, par rapport aux réflexes itératifs. Le déclanchement des premiers se fait de la même façon que la mise en activité d'une préparation périphérique neuro-musculaire et la comparaison des deux mécanismes est ainsi très aisée.



Le présent travail a pour objet les recherches sur différentes propriétés du réflexe linguo-maxillaire, qui est un réflexe *non-itératif*. Ce réflexe est étudié ici non pas au point de vue de son rôle possible dans les réflexes plus complexes et physiologiquement importants (mastication, vomissement, divers réflexes respiratoires) comme cela a été fait en partie par SHERRINGTON (50) et SCHÖEN et KÖPPEN (47), mais comme un mécanisme réflexe relativement simple, permettant d'étudier dans les con-

ditions aussi comparables que possible certains problèmes généraux de physiologie du système nerveux central.

Les expériences ont été faites sur des animaux anesthésiés. Ceci correspond à un état d'animal plus éloigné des conditions physiologiques que celui des animaux décérébrés ou thalamiques, mais l'anesthésie semble déterminer un état plus facile à reproduire et dépendant moins des facteurs dont l'expérimentateur ne peut pas se rendre maître. Ainsi, par exemple, SCHÖEN et KIEPPEN (47) qui ont travaillé sur les animaux thalamiques ou à section entre les tubercules quadrijumeaux antérieurs et postérieurs, obtenaient, au point de vue de l'activité des antagonistes (muscles éleveurs de la mâchoire), tantôt un relâchement, tantôt une contraction simultanée à celle des abaisseurs, tantôt toute absence d'activité des antagonistes, sans parvenir à déterminer les causes de ces différences ; chez les animaux anesthésiés le stimulus réflexogène produisant l'abaissement de la mâchoire ne provoquait jamais ni contraction ni relâchement des antagonistes.

Cependant, même chez les animaux anesthésiés, le réflexe linguo-maxillaire est très plastique : les excitations centripètes variées, l'activité de certains centres voisins, en particulier celle du centre respiratoire, le fonctionnement antérieur du centre linguo-maxillaire lui-même, exercent une action puissante sur les caractères de la réponse réflexe. En particulier tous les influx centripètes rythmés arrivant au centre linguo-maxillaire l'ébranlent profondément et modifient de façon importante son état fonctionnel. Ceci fait que la réponse réflexe est en réalité une résultante d'influences complexes qui retentissent sur le centre et n'est qu'en un rapport assez lâche par conséquent avec les caractères du stimulus qui l'a provoqué.

Il est intéressant, afin même de pouvoir analyser ces diverses influences, d'étudier d'abord le réflexe à l'état aussi « pur » que possible, en éliminant toutes les influences perturbatrices que l'on peut éliminer et créant ainsi les conditions nécessaires pour l'obtention des résultats comparables.

Pour cela il faut supprimer autant que possible tous les stimuli externes à l'exception du stimulus réflexogène et éviter

tout changement de position de l'animal au cours de l'expérience pour ne pas engendrer les influx proprioceptifs.

Certaines influences perturbatrices, telles que, par exemple, l'activité du centre respiratoire, sont en général hors de notre atteinte.

Le fonctionnement antérieur du centre retentit fortement sur la réponse réflexe. De plus, cette influence n'est pas univoque et produit suivant les circonstances, tantôt une augmentation, tantôt une dépression de la réaction réflexe.

Pour avoir le réflexe dans des conditions comparables, il faut laisser un intervalle suffisant entre deux stimuli successifs. L'expérience montre que cet intervalle doit être de 3 secondes environ, si l'on considère la constance d'amplitude du réflexe comme preuve d'absence des variations importantes de l'état du centre.

Ce travail est composé de deux parties :

I. — L'étude des propriétés du réflexe linguo-maxillaire obtenu dans les conditions suivantes : 1° Les réflexes sont produits par les stimuli espacés, de sorte que les effets d'un fonctionnement sont complètement dissipés lorsqu'on déclanche le fonctionnement suivant ; 2° Toutes les influences perturbatrices que l'on peut éliminer, tous les influx centripètes sauf l'influx réflexogène, sont soigneusement évités.

II. — L'étude de retentissement que produit sur les caractères du réflexe le fonctionnement antérieur dont les effets n'ont pas eu le temps de se dissiper, et les effets de différents influx rythmés arrivant au centre pendant que l'on déclanche le réflexe.

Pour abréger, mais improprement, j'appellerai l'objet de la première partie « les propriétés statiques » et celui de la seconde « les propriétés dynamiques » du réflexe linguo-maxillaire.

I. — HISTORIQUE

LE RÉFLEXE LINGUO-MAXILLAIRE.

Le réflexe linguo-maxillaire fut signalé par H. CARDOT et H. LAUGIER (9, 10) en 1922. Il consiste, suivant la description des premières notes parues sur ce sujet, en un abaissement

brusque de la mâchoire inférieure à la suite du pincement ou de l'excitation électrique unique du bord de la langue dans la région de la pointe.

Le caractère réflexe de ce mouvement fut établi : 1° indirectement, par la dépendance du seuil du degré de l'anesthésie générale de l'animal (on sait en effet, que le seuil d'organes périphériques, nerfs et muscles, ne varie pratiquement pas lorsque le degré d'anesthésie varie) ; 2° directement, par l'établissement des voies nerveuses du réflexe : les voies sensibles étaient constituées par les linguaux ; leur section supprimait le mouvement, l'excitation du bout central du lingual sectionné le provoquait.

Le mouvement est dû essentiellement à la contraction des muscles digastriques. Les nerfs moteurs de ces muscles, filet du facial innervant le ventre postérieur et filets du mylo-hyoïdien (branche du maxillaire inférieur du trijumeau) innervant le ventre antérieur constituent la voie motrice du réflexe linguo-maxillaire.

Ce réflexe disparaît dans l'anesthésie plus tard que les réflexes patellaire, oculo-palpébral et labio-mentonnier de Dastre.

CARDOT et LAUGIER (11) ont étudié l'évolution du seuil du réflexe au cours de différentes anesthésies : chloral-morphine, chloralose, chloroforme-alcool en injection intraveineuse. Le seuil était mesuré de quart d'heure en quart d'heure à l'aide d'une bobine d'induction. C'est le chloral-morphine qui donne à ce point de vue l'anesthésie la plus uniforme, sans sauts brusques ; le seuil monte lentement, atteint un maximum et redescend suivant une pente douce.

Les mêmes auteurs (12) ont mesuré la chronaxie de certaines parties de l'arc réflexe. Ils ont trouvé pour les *terminaisons sensibles* (électrodes piquées dans la pointe de la langue) une chronaxie = $0 \sigma 53$, pour le *tronc du lingual* une chronaxie de $0 \sigma 10$, pour le *nerf facial* à la sortie du crâne une chronaxie de $0 \sigma 15$, pour le *muscle digastrique* une chronaxie de $0 \sigma 12$. Donc l'arc, sauf les terminaisons sensibles, était sensiblement isochrone.

BREMER et RYLANT (3) ont également étudié l'excitabilité de l'arc linguo-maxillaire (chez l'animal anesthésié d'une part et

anesthésié et strychnisé de l'autre). Leurs résultats diffèrent de ceux de CARDOT et LAUGIER. Les raisons de ces divergences sont expliquées dans le chapitre sur l'excitabilité.

A partir de 1923, CARDOT, CHERBULIEZ et LAUGIER étudient dans une série de notes l'influence qu'exercent sur le réflexe linguo-maxillaire différentes excitations centripètes et l'activité du centre respiratoire. Voici les faits décrits (7) :

L'excitation du bout central du pneumogastrique sectionné fait diminuer le réflexe. De même l'excitation du pavillon de l'oreille.

L'excitation de diverses régions de la peau des membres postérieurs ou des nerfs sensitifs de ces membres fait augmenter le réflexe. Les effets de ces interventions varient d'ailleurs avec les conditions de l'expérience, seule l'excitation du pneumogastrique produit toujours l'inhibition.

Les deux influences, dynamogénique et inhibitrice, s'établissent avec un retard de quelques secondes et persistent jusqu'à une minute et plus après la cessation de la stimulation.

A partir du nerf sciatique (8) on peut obtenir suivant l'intensité de l'excitation intercurrente tantôt l'augmentation tantôt la diminution du réflexe. On obtient généralement une dynamogénie pour les stimuli intercurrents faibles et une inhibition pour les stimuli forts. Pour obtenir la dynamogénie il faut toutefois une anesthésie légère ; lorsqu'elle est profonde il y a toujours inhibition.

Sans aucune intervention centripète intercurrente, l'amplitude du réflexe linguo-maxillaire présente des oscillations. Elles sont périodiques et en rapport avec la respiration (6). L'amplitude augmente pendant la période active de l'inspiration et au début de l'expiration. Elle diminue vers la fin de l'expiration et pendant la pause expiratoire. Dans l'asphyxie l'écart entre les réponses maxima et minima augmente. Ces variations périodiques persistent après la section des pneumogastriques.

E. TH. von BRÜCKE (5) a étudié l'électromyogramme de la contraction réflexe des digastriques et a été amené à conclure que la réponse réflexe consiste en une secousse unique.

ISAYAMA (26) en se basant sur les résultats de v. BRÜCKE a comparé le courant d'action du muscle digastrique excité par

voie réflexe au courant d'action obtenu à la suite du stimulus appliqué directement au nerf moteur.

Il utilisait les chiens anesthésiés à l'éther-morphine. Les courants d'action du muscle étaient recueillis par un galvanomètre à corde (modèle d'Edelmann). Les caractéristiques physiques de cet appareil ne permettaient pas l'appréciation des valeurs absolues des durées d'électromyogrammes. On pouvait cependant comparer entre eux les courants d'action obtenus.

(Les courants étaient monophasiques, une des électrodes étant placée sur une meurtrissure thermique du muscle.)

La durée du courant d'action. — Dans le courant d'action obtenu par voie réflexe, aussi bien la montée que la descente sont plus prolongées que dans le courant d'action provoqué par l'excitation du nerf moteur.

Exemple. Chien XIII (p. 87).

ELECTROMYOGRAMME OBTENU PAR	MONTÉE	DESCENTE
—	—	—
Excitation du nerf moteur	2 σ 7	2 σ 3
Réflexe	3 σ 8	3 σ 7

L'auteur attribue ces différences à l'absence de synchronisme dans la décharge de différents neurones moteurs au cours de la réaction réflexe. Cet asynchronisme ne peut guère être attribué dans ce cas aux temps de conduction qui varieraient d'un arc partiel à un autre, tous ces arcs étant courts, ni aux latences différentes d'organes terminaux dans la langue, car on observe le même phénomène lorsqu'on provoque le réflexe à partir du tronc du nerf sensitif. ISAYAMA admet que les différences de durée que l'on constate sont dues aux différents temps de transmission centrale dans les différents arcs partiels.

Cet auteur a également étudié la latence de différentes parties de l'arc réflexe ; il a trouvé (pour température rectale du chien égale à 37°) :

Latence brute 11 à 12 σ.

Latence des terminaisons sensibles de la langue 3 σ 5.

Latence du muscle excité par son nerf moteur 3 σ.

Il paraît cependant utile de signaler à propos des résultats de

v. BRÜCKE et de ISAYAMA les remarques suivantes de FULTON (23) (p. 266 et suiv.).

Lorsqu'il s'agit de déterminer si un réflexe est constitué par une secousse unique ou par un tétanos bref, seule la durée de la réponse mécanique peut fournir des renseignements certains. Si les influx moteurs sont légèrement asynchrones, c'est-à-dire si les influx des différentes fibres contenues dans un nerf ne sont pas rigoureusement à la même phase à un moment donné, la réponse électrique (enregistrée par un galvanomètre à corde) peut masquer complètement leur caractère tétanique.

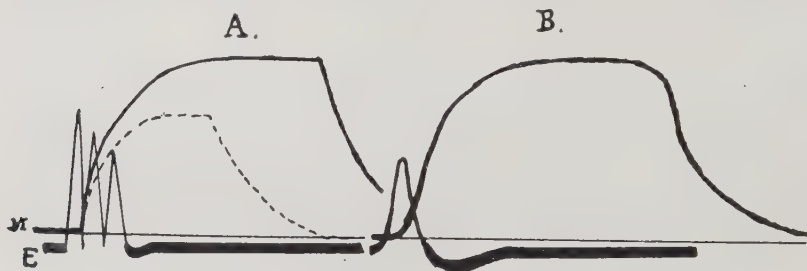


FIG. 2.

Cette figure, empruntée à Fulton, indique les différences d'électromyogramme et de mécanomyogramme du tétanos produit par trois séries d'influx synchrones en A et asynchrones en B. — E, électromyogramme. — M, mécanomyogramme (en A en pointillé mécanomyogramme d'une secousse unique).

On peut considérer comme synchrones les influx produits par application du stimulus au nerf moteur (et recueillis pas très loin du point d'impact du stimulus), toutes les fibres étant excitées pratiquement simultanément et différences des vitesses de conduction ne produisant que les décalages des phases insensibles lorsque le parcours est petit ; dans la réaction réflexe, au contraire, il y a toujours des décalages plus ou moins importants des influx les uns par rapport aux autres.

C'est un graphique du type B (fig. 2) que l'on obtient dans le réflexe rotulien de l'animal spinal. La réaction réflexe est un tétanos de 4 à 8 secousses, mais ce caractère tétanique n'est pas visible sur l'électromyogramme.

Il serait donc utile d'avoir un enregistrement simultané des réactions électrique et mécanique dans le cas du réflexe linguo-maxillaire pour savoir avec certitude s'il s'agit d'une secousse unique ou d'un tétanos bref.

CHIBA (14) a étudié comparativement le réflexe linguo-maxillaire droit et croisé. Il a constaté dans le tétanos réflexe (produit par une série d'ondes d'induction) un parallélisme très poussé dans l'allure de courbes de deux muscles. La latence était rigoureusement identique dans le réflexe droit et croisé.

CHERBULIEZ et LAUGIER (13) ont montré en 1926 la sensibilité

du centre du réflexe linguo-maxillaire à la suppression de la circulation (par excitation du bout périphérique du pneumo). Les réponses réflexes augmentent d'abord, puis diminuent et disparaissent pour ne réapparaître qu'au bout d'un temps assez long après le rétablissement de la circulation. Le réflexe linguo-maxillaire a été trouvé chez le chien, le chat, le lapin et le cheval (4).

Il convient de signaler que déjà en 1917 SHERRINGTON (50) a décrit chez le chat décérébré un réflexe d'abaissement de la mâchoire inférieure, très voisin du réflexe linguo-maxillaire.

Voici le résumé de la description donnée par cet auteur :

On peut provoquer l'abaissement du maxillaire en excitant les gencives de la mâchoire supérieure, de la mâchoire inférieure et de la partie frontale du palais.

Le mouvement est vif et la mâchoire revient immédiatement après la cessation du stimulus à la position primitive.

La nature réflexe du mouvement est démontrée par les faits suivants : 1° le réflexe disparaît à partir des gencives supérieures aussitôt que leur nerf sensitif — maxillaire supérieur du trijumeau — est sectionné ; et à partir des gencives inférieures lorsque le dental inférieur est sectionné ; 2° sur l'animal qui vient d'être sacrifié une faradisation intense des gencives supérieures ou inférieures produit une forte fermeture et jamais l'ouverture la gueule ; 3° l'excitation du bout central du dental supérieur (branche du nerf maxillaire supérieur) sectionné provoque le réflexe.

L'auteur sépare le maxillaire inférieur à la symphyse pour voir si le réflexe est uni ou bilatéral. Il a trouvé que l'excitation mécanique ou électrique des gencives et des dents du côté droit produit la réponse des muscles de ce côté de la mandibule, l'autre côté n'est excité que par des stimuli très forts. Mais même alors la réponse du côté croisé est faible.

Chez l'animal en état de rigidité de décérébration (ayant par conséquent les mâchoires serrées) le stimulus réflexogène fait tomber la mâchoire inférieure du côté excité même si les muscles digastriques sont sectionnés. Ceci est dû à l'inhibition réflexe des muscles éleveurs de la mâchoire. Ce réflexe présente donc le phénomène d'« innervation réciproque ».

Dernièrement SCHOEN (46) et SCHOEN et KOEPPEN (47) ont étudié

différents réflexes proprioceptifs et extéroceptifs de la langue et des mâchoires chez les chats thalamiques et chez les chats à section entre les tubercules quadrijumeaux antérieurs et postérieurs. Les réflexes étaient provoqués par des stimuli mécaniques. En ce qui concerne le réflexe d'ouverture de la mâchoire leurs résultats confirment généralement ceux de SHERRINGTON ou de CARDOT et LAUGIER.

On peut signaler cependant une différence : ils disent que l'ouverture se produit par une contraction *tonique* des digastriques, contraction qui persiste après la cessation de stimulus. Les autres auteurs qui se sont occupés de la question signalent par contre la brusquerie et la brièveté du mouvement observé.

Quant à l'activité des antagonistes pendant l'abaissement réflexe du maxillaire, SCHOEN et KOEPPEN ont constaté tantôt toute absence d'activité, tantôt un relâchement, tantôt une contraction synergique. La dernière partie de leur mémoire est consacrée à la discussion du rôle de ces réflexes relativement simples dans l'accomplissement de différents actes physiologiques.

II. — INDICATIONS TECHNIQUES GENERALES

ANESTHÉSIE.

La grande majorité des expériences rapportées ici a été faite sur les chiens anesthésiés au chloral-morphine. On injectait d'abord sous la peau du chien 1 cgr. de morphine par kg. d'animal et 1 ou 2 heures plus tard on faisait une injection intrapéritonéale de chloral. (Solution à 10 % d'hydrate de chloral, 2,5 à 3 cc. de cette solution par kg.). Le sommeil tranquille obtenu par ce procédé dure deux heures environ. Au bout de ce temps, si l'on veut continuer l'expérience, il faut faire une réinjection de chloral. La dose supplémentaire de 1,5 à 2 cc. par kg. suffit généralement pour prolonger le sommeil de deux heures encore. Une dose trop forte de cet anesthésique provoque la mort par arrêt de respiration.

Certaines expériences ont été faites avec d'autres anesthésiques (dial-Ciba, suivant l'indication de FULTON, LIDDELL et MAC RITCH (24, 25), chloroforme), les détails sont alors indiqués à propos de chaque cas.

PRÉPARATION ET ENREGISTREMENT.

Le mouvement réflexe enregistré était soit celui d'un ventre isolé du muscle digastrique, soit celui de la mâchoire inférieure toute entière. Le premier procédé a l'avantage de permettre l'analyse de la contraction réflexe pure du muscle digastrique tandis que le mouvement de la mâchoire est une résultante d'activité d'agonistes et d'antagonistes. Mais pratiquement les deux procédés d'enregistrement donnent des résultats semblables et le second permet une conservation bien plus longue des muscles en jeu.

Pour enregistrer le mouvement du muscle on peut choisir soit le ventre antérieur soit le ventre postérieur du digastrique. J'employais le plus souvent le ventre antérieur, car son nerf moteur est plus facilement accessible.

Pour préparer le muscle, on place le chien sur le dos, la tête en extension, on incise la peau et le peaucier un peu un dedans par rapport au digastrique, on les écarte, on rend libres les surfaces ventrales et latérales du muscle, et ensuite, en respectant autant que possible les vaisseaux du ventre antérieur, on sectionne le muscle au niveau de l'intersection aponévrotique qui indique la séparation de deux ventres. Je me suis aperçu d'ailleurs que la préparation se maintient beaucoup plus longtemps en bon état, sans fibrillations, si l'on respecte l'intégrité des fibres considérées, c'est-à-dire, si, pour enregistrer le mouvement du ventre antérieur, on sectionne non pas à l'intersection, mais en plein ventre postérieur, de façon à ce que la ligature ou les agrafes destinées à mettre le muscle en rapport avec le myographe, soient posées sur les fibres du ventre postérieur.

Le muscle digastrique recouvre les artères occipitale et carotide interne et externe, ainsi que le commencement de leurs ramifications : artères maxillaire, faciale et linguale. Pour éviter l'hémorragie, il faut avoir soin de glisser, avant la section, une sonde entre le muscle et ces artères.

Ainsi l'insertion orale reste adhérente à l'os tandis que la partie aborale du muscle, libérée par section, peut être attelée à un myographe. On immobilise le maxillaire en l'attachant au mors ensemble avec la mâchoire supérieure.

Pour enregistrer la contraction du ventre antérieur du digastrique j'employais le myographe (fig. 3) à ressort de MAREY (43, p. 166). Son levier est prolongé par une lamelle d'acier qui appuie sur un excentrique de réglage.

Le cylindre enregistreur était vertical ; le muscle travaillait

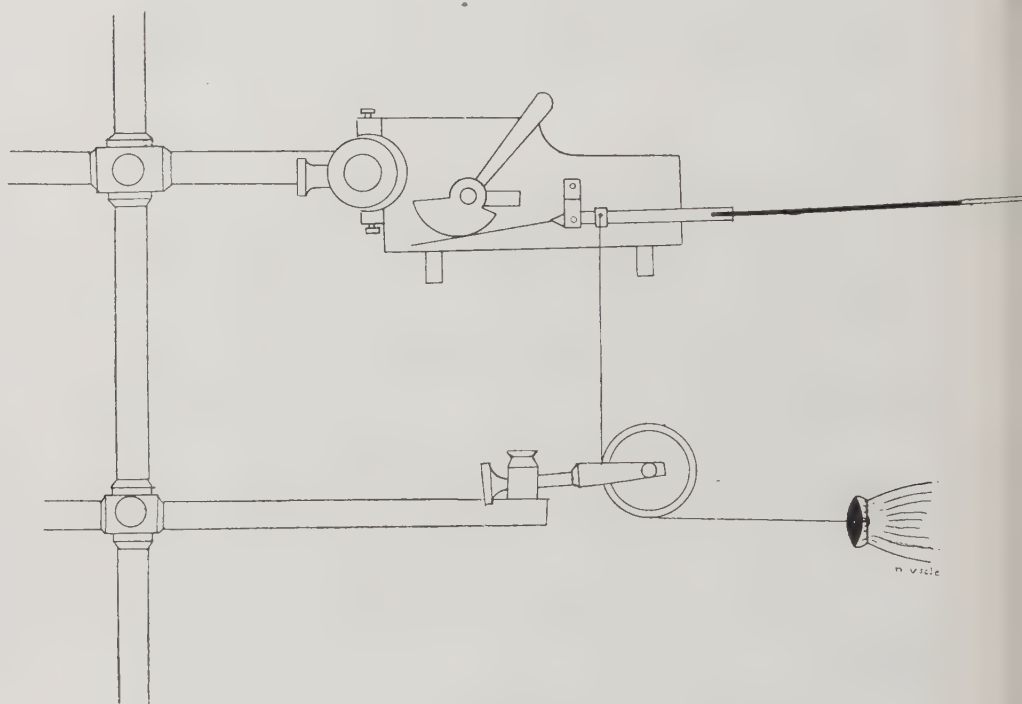


FIG. 3.

à peu près dans sa direction naturelle car le fil allant du muscle au myographe passait par une poulie.

Pour enregistrer le mouvement de la mâchoire, j'employais le dispositif suivant, très simple : je passais, à l'aide d'une aiguille de Reverdin, un fil à travers le plancher buccal du chien, tout près du corps de la mandibule, puis en faisant passer un bout entre les incisives médianes et l'autre sur le menton je faisais un nœud et j'attachais le bout libre du fil à un tube de caoutchouc (c) fixé à un support très lourd (s). (Fig. 4) On pouvait régler la direction du fil et la tension initiale du caoutchouc.

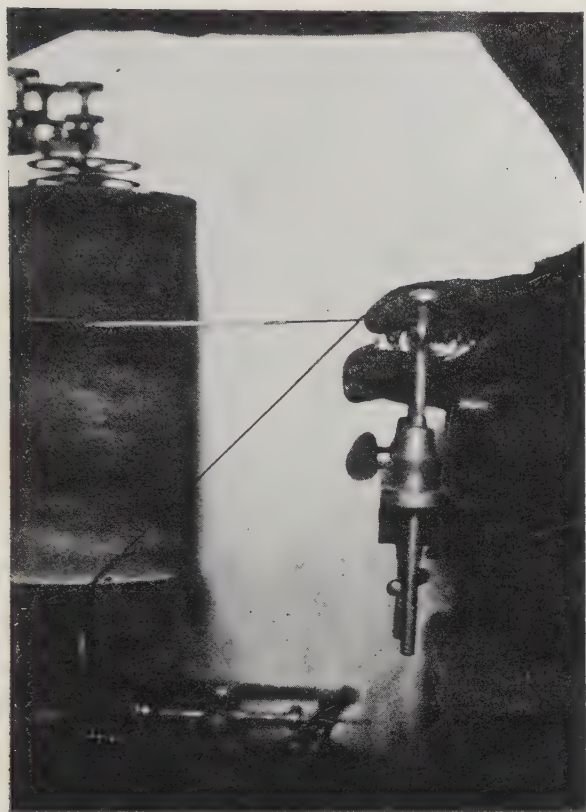


FIG. 4.

Pour inscrire le mouvement observé on peut fixer un tube de verre effilé aux dents de l'animal et coiffer son extrémité libre d'une paille munie d'un morceau de plume.

Il est assez difficile de trouver une substance qui puisse fixer le tube de verre sur les dents humides, être plastique à une température qui ne produit pas de brûlures et très solide à la température de la bouche, qui est de 31° c. environ. Après de nombreux essais, je me suis arrêtée à la glu marine

Ni l'un ni l'autre des dispositifs employés ne donne de contractions isométriques et ne permet l'étude précise de la forme de la contraction musculaire.

Les perfectionnements successifs du myographe isométrique ont permis à SHERRINGTON et à ses collaborateurs de pousser très loin l'étude de la contraction musculaire en général et celle de la contraction réflexe en particulier.

En admettant, avec la plupart des auteurs, que les influx moteurs produits par la réaction des centres sont identiques à ceux que l'on obtient par l'application directe du stimulus au nerf moteur, on peut considérer la gradation d'intensité du réflexe comme dépendant surtout du nombre de neurones moteurs excités par voie réflexe (37).

ECCLES et SHERRINGTON (18) et CLARK (15) ont établi que la tension moyenne développée par une unité motrice (*) au cours d'une contraction isométrique est en moyenne de 8 à 30 gr.

En associant aux renseignements myographiques les dénominations des fibres musculaires et nerveuses motrices contenues dans les préparations qui ont préalablement fourni les myogrammes, CLARK a trouvé dans les muscles étudiés (muscle soleus et muscle extensor longus digitorum du chat) 120 et 165 myones environ dans une grappe neuro-myonique de ces muscles. La contraction isométrique d'un myone développait 84 mg dans un cas et 48 mg 5 dans l'autre en moyenne.

Le modèle du myographe, qui a servi à ces recherches a été décrit par SHERRINGTON en 1930 (54).

L'enregistrement utilisé au cours de ce travail est d'une précision incomparablement plus petite. Il ne permet ni l'appréciation du nombre des unités actives, ni l'étude de la forme de la contraction réflexe.

Malgré cela et en ne prenant en considération que l'amplitude (et non la forme) du mouvement réflexe comme indice de l'activité du centre, on peut, même à l'aide de la méthode employée ici, tirer certains renseignements quantitatifs sur le fonctionnement du réflexe linguo-maxillaire.

LES INFLUX PROPRIOCEPTIFS.

Les dispositions anatomiques ne permettent pas, dans le cas du réflexe linguo-maxillaire, de supprimer les influx afférents

(*) « Motor-unit » — fibre nerveuse motrice et l'ensemble des fibres musculaires qu'elle innerve (52), équivalent à la grappe neuro-myonique de L. LAPICQUE (29).

provenant du muscle ou du tendon, par la section des racines sensibles correspondantes ; le nerf moteur du digastrique provient en effet du trijumeau et en sectionnant la racine sensitive de ce nerf on sectionnerait du même coup tous les nerfs sensitifs susceptibles de provoquer le réflexe linguo-maxillaire.

Dans la plupart des expériences pendant l'anesthésie des animaux était assez profonde pour faire disparaître le réflexe patellaire. Il est possible que dans ces cas les excitations provenant du digastrique fussent également inefficaces.

POINT D'IMPACT.

Dans un grand nombre d'expériences le stimulus était appliqué au nerf lingual dans son trajet tortueux au-dessous du muscle mylo-hyoïdien. A cet endroit (*) le filet innervant le plancher buccal s'est déjà séparé. Chaque fois que l'endroit excité n'est pas indiqué explicitement, il s'agit du réflexe provoqué à partir de ce point.

CIRCUIT D'EXCITATION, ÉLECTRODES, DIRECTION DE COURANT.

Les stimuli utilisés étaient surtout les décharges de condensateurs. Montage du circuit pour mesure de chronaxie suivant la technique de L. LAPICQUE (27). Lorsqu'il s'agissait d'appliquer des stimuli à un rythme régulier, la clé à double contact était mue par un cylindre à cames (33). Les stimuli, autres que les décharges de condensateurs, sont signalés dans les expériences où ils étaient utilisés.

Les électrodes étaient en *Ag/AgCl/NaCl*.

La cathode était placée toujours du côté des centres sur les nerfs sensitifs et du côté du muscle sur les nerfs moteurs. Le nerf sensitif excité n'était pas sectionné.

III. — LES « PROPRIÉTÉS STATIQUES » DU RÉFLEXE LINGUO-MAXILLAIRE

Suivant la définition donnée à la fin de l'Introduction, nous désignerons désormais comme « propriétés statiques » les propriétés du réflexe obtenu dans les conditions suivantes : 4° tous les influx sensitifs, sauf l'influx réflexogène, sont autant

(*) B de la figure 5.

que possible soigneusement évités ; 2° entre deux stimuli réflexogènes consécutifs, on laisse s'écouler un temps suffisant (3 secondes environ) pour que les effets du second stimulus soient quantitativement identiques aux effets du premier, c'est-à-dire qu'on permet la dissipation de la fatigue ou de l'hyperactivité éventuelles.

Les différentes propriétés du réflexe sont décrites ici séparément et successivement. Elles ne sont discutées qu'à la fin du chapitre, lorsque la connaissance des différents aspects du réflexe permet de se faire une idée d'ensemble sur le fonctionnement du centre dans les conditions « statiques ».

A. — APPAREIL MOTEUR.

L'abaissement réflexe de la mâchoire inférieure est dû surtout, comme l'ont constaté CARDOT et LAUGIER, à la contraction des muscles digastriques.

Le digastrique du chien est un gros muscle à ventres fusionnée. Il naît par un tendon et par des fibres charnues sur l'apophyse jugulaire de l'occipital et forme une masse musculaire puissante située en dedans et ventralement par rapport au masséter. Les fibres musculaires terminales s'insèrent à la face interne de la partie moyenne de la mandibule.

Le ventre antérieur du digastrique est innervé par le nerf mylo-hyoïdien, partie motrice du maxillaire inférieur du trijumeau. Ce nerf pénètre dans le muscle du côté interne par plusieurs filets perpendiculaires à la direction des fibres musculaires.

Le ventre postérieur du digastrique est innervé par un filet du facial. Ce filet pénètre dans le muscle près de son insertion à la base du crâne ; il est très difficile à atteindre sur le vivant.

En dehors de muscles digastriques, d'autres muscles de la région peuvent prendre part au mouvement réflexe. Ceci a lieu en particulier lorsqu'on empêche le mouvement de la mâchoire de se produire, en sectionnant les nerfs moteurs des digastriques ou en sectionnant les muscles mêmes.

Ainsi, pour un stimulus qui ne mettait en jeu que les digastriques quand ils étaient intacts, on obtenait la contraction du muscle génio-hyoïdien après leur section. Cette contraction,

insuffisante pour produire un ample mouvement de la mâchoire, produisait un léger tressaillement et attirait l'os hyoïde en avant. Lorsque le muscle génio-hyoïdien fut sectionné, d'autres muscles sont entrés en jeu à la suite du stimulus appliqué au lingual, notamment les sterno-hyoïdiens, qui attiraient l'os hyoïde vers le bas.

Ce phénomène ne s'observe pas sur tous les chiens avec la même facilité.

Ces faits mériteraient une étude plus poussée. Ils rappellent le phénomène d'« âme médullaire », de PFLÜGER. (Lorsqu'on pose une goutte d'acide sur le flanc d'une grenouille spinale, la patte postérieure du même côté tend à essuyer l'endroit où l'on a mis l'acide. Si on coupe cette patte, la patte symétrique, qui restait précédemment immobile, se porte vers l'endroit excité et effectue le même mouvement.)

L'interprétation des phénomènes décrits ici pose les mêmes problèmes que l'expérience de PFLÜGER. Les difficultés anatomiques de la région hyoïdienne rendent cependant une étude approfondie du phénomène assez difficile et elle n'a pas été tentée.

B. — CHAMP RÉCEPTEUR.

Le champ récepteur d'un réflexe, c'est, suivant la terminologie de SHERRINGTON (48), l'ensemble des points des surfaces naturelles, dont l'excitation donne lieu au mouvement réflexe donné.

On peut obtenir (39) l'abaissement réflexe de la mâchoire inférieure à partir d'un certain nombre de territoires en dehors de la pointe de la langue décrite primitivement. Ce sont chez les chiens et chez les chats anesthésiés les surfaces suivantes :

Plafond de la bouche. — Muqueuse de la voûte palatine toute entière et d'une partie du voile du palais. Muqueuse des gencives de toutes les dents et les dents mêmes. Région amygdalienne.

Langue. — Surface ventrale toute entière et les deux tiers antérieurs de la surface dorsale (jusqu'aux environs du V lingual).

Plancher de la bouche. — Le plancher buccal proprement dit, les gencives et les dents inférieures, la lèvre inférieure.

En dehors de ces régions où le réflexe est obtenu régulièrement, on peut l'obtenir souvent, bien que de façon moins constante et régulière en excitant le museau, le plancher des fosses nasales, la cloison du nez, la face interne de la lèvre supérieure et des joues et parfois même la peau des joues.

Ces divers territoires cutanés et muqueux ont une innervation sensitive provenant du trijumeau. Les détails qui suivent sont empruntés à ELLENBERGER et BAUM (20).

La *voûte palatine* et le *voile du palais* sont innervés par le nerf sphéno-palatin, les nerfs petit et grand palatins et les branches palatines du lingual. (Le voile du palais est, en outre, innervé par les filets provenant du glosso-pharyngien et du pneumogastrique ; mais l'excitation de ces nerfs à la sortie du crâne ne provoque pas d'abaissement réflexe du maxillaire.) La *lèvre supérieure* est innervée par les filets des sous-orbitaires. Les *dents* et les *gencives supérieures* par les nerfs alvéolaires supérieurs et par le grand palatin. La *région amygdalienne* par les filets du lingual. La *langue*, dans sa partie réflexogène pour l'abaissement du maxillaire, est innervée par le lingual. La muqueuse du *plancher buccal proprement dit* est innervée par les filets du lingual. Les *dents inférieures* — par le nerf alvéolaire inférieur, dont les branches terminales — les nerfs labiaux inférieurs et mentonniers se distribuent dans la peau du *menton* et de la *lèvre inférieure*.

Les *joues* sont innervées par les sous-orbitaires de même que la *peau du nez* vers les ailes et la pointe. La muqueuse du *plancher des fosses nasales* et de la *cloison* du nez est innervée par le nerf nasal postérieur.

Comme la plupart des expériences des différents auteurs qui ont travaillé sur le réflexe linguo-maxillaire a été faite sur le lingual et comme les propriétés physiologiques de différents filets de ce nerf ne sont pas absolument identiques, il est utile de bien préciser chaque fois auquel des filets on a appliqué les électrodes.

(Les lettres de la fig. 5 indiquent comment ces différents filets ont été désignés dans le présent travail.)

Le « *réflexe de fermeture* ». — Lorsqu'on excite certaines parties profondes de la bouche, on observe souvent un mouvement complexe de fermeture, suivi d'une ouverture immé-

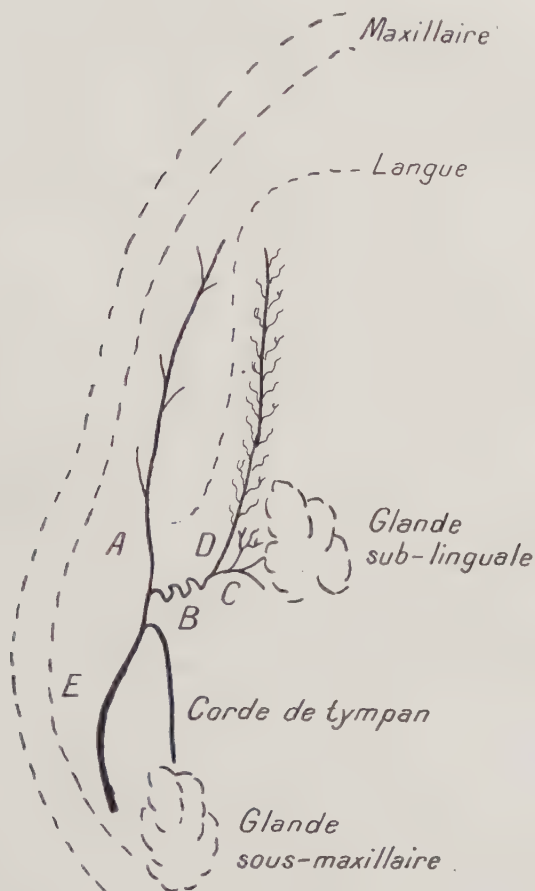


FIG. 5.

Schéma des principales ramifications du lingual.

E. tronc du lingual en amont de toute division. — A. rameau qui innerve la muqueuse du plancher buccal. — B. partie du lingual à trajet tortueux sous le muscle mylo-hyoïdien, la plus facilement accessible. — C. rameau innervant la glande sub-linguale. — D. rameau qui suit la face ventrale de la langue, immédiatement sous la muqueuse, non loin de la ligne médiane ; il envoie des multiples branches latérales dans toutes les directions.

diète. Les stimuli appliqués plus profondément encore au voile du palais provoquent uniquement la fermeture de la mâchoire. BLIER et KLEITMAN (2) qui ont également constaté ce fait ont cru pouvoir décrire un nouveau réflexe « palato-maxillaire » de fermeture de la gueule. L'étude du phénomène mon-

tre (35) cependant, que ce mouvement n'est pas de nature réflexe.

1° L'innervation sensitive du voile du palais provient, d'après ELLENBERGER et BAUM, des filets issus du maxillaire supérieur, du lingual, du glosso-pharyngien et du pneumogastrique. Or, d'une part, l'excitation de ces nerfs à la sortie du crâne ne provoque jamais de fermeture de la gueule ; leur section d'autre part, ne supprime pas le mouvement décrit par BLIER et KLEITMAN comme réflexe palato-maxillaire.

2° Le mouvement en question s'obtient sans difficulté une demi-heure après que le chien a été tué par injection du chloroforme dans le cœur et que tous les mouvements respiratoires et réflexes ont disparu.

On est donc en droit de conclure que le mouvement observé n'est pas de nature réflexe. Il est simplement dû à l'excitation directe ou indirecte des muscles sous-jacents, éleveurs de la mâchoire (les pterygoïdiens).

C. — STRUCTURE HISTOLOGIQUE DU CENTRE LINGUO-MAXILLAIRE.

Les voies sensibles du réflexe sont constituées par les différentes branches du trijumeau, les voies motrices par le facial et par la branche motrice du trijumeau. Il semble utile, pour mieux situer les phénomènes observés, de donner ici d'après Ramon CAJAL (44, t. I, p. 859 et suiv.) une description détaillée des résultats de ses recherches histologiques concernant les connexions centrales du trijumeau.

Dans la suite, ces résultats histologiques seront confrontés avec les données physiologiques.

Le ganglion de Gasser et la racine sensitive du trijumeau. — Les péricaryons des fibres sensibles du trijumeau se trouvent dans le ganglion de Gasser. La structure de ce ganglion est analogue à celle des ganglions rachidiens. Les cellules sont unipolaires et sont embrassées par des arborisations de divers types, placées à l'intérieur des capsules cellulaires et faisant suite peut-être à des fibres venues du ganglion cervical supérieur du grand sympathique.

Les prolongements centraux de ces cellules pénètrent, après la sortie du ganglion de Gasser, dans la protubérance. Là, elles se bifurquent en une branche ascendante fine et une

branche descendante grosse. *La branche ascendante* chemine un certain temps dans la couche corticale de la protubérance et abandonne pendant ce parcours à la substance gélatineuse des collatérales au nombre de quatre, cinq ou davantage ; puis elle décrit un arc de cercle à la partie supérieure de cette substance et se résout enfin en une arborisation compliquée ayant même distribution que les collatérales. *La branche descendante* descend le long du bulbe. Ces fibres donnent une multitude de fortes collatérales, qui vont toutes à la substance gélatineuse de ROLANDO, s'y arborisent abondamment et forment autour de ses cellules des nids de fibrilles enchevêtrées. Les arborisations qui terminent ces collatérales ne constituent pas un plexus unique et diffus, elles se disposent, au contraire, en étages distincts, ce qui permet à chaque tube sensitif d'avoir des connections cellulaires indépendantes.

Une collatérale est souvent capable, chez le chat par exemple, de former, à l'aide de son arborisation terminale, un petit plexus comprenant deux, trois et quatre nids de fibrilles variqueuses et très enchevêtrées. L'arborisation terminale peut acquérir un développement encore plus considérable et envoyer ses branches à un plus grand nombre d'îlots cellulaires. Les arborisations de ce genre constituent, d'ordinaire, les terminaisons mêmes des tubes de la racine inférieure.

Toutes ces fibres appartiennent à la catégorie des collatérales courtes et *ne dépassent pas la substance gélatineuse*. Existe-t-il aussi des collatérales longues ou réflexo-motrices ?

KÖLLIKER les suppose ; il affirme même l'existence des connexions entre ces collatérales et les noyaux de l'hypoglosse, du facial et du masticateur. RAMON CAYAL ne les a jamais vues.

Les cellules de la substance gélatineuse. — Ces cellules constituent le noyau sensitif bulbaire du trijumeau. Elles sont disposées en trois zones, occupées de dedans en dehors par : 1° cellules intersticielles ; 2° cellules marginales ou limitantes ; 3° cellules profondes ou internes.

Les cellules intersticielles siègent entre les faisceaux du plan radiculaire trigéminale moyen ou superficiel. Les prolongements protoplasmiques de ces neurones s'insinuent entre les faisceaux du plan moyen. Leur axone pénètre dans les petits

paquets de fibres voisines, d'autres fois il se rend à la substance gélatineuse et se continue par une fibre de la voie sensitive centrale.

Les cellules marginales disposées en une mince couche, flanquent en dedans le plan moyen de la racine descendante du trijumeau. Dans certains cas le cylindraxe fournit une collatérale à la substance gélatineuse et se continue par un tube vertical du plan profond ; dans d'autres cas il se jette dans la voie sensitive centrale.

Les cellules profondes ou de la substance gélatineuse proprement dite, sont du type petit et du type géant. Le type petit est très abondant. La plupart de ces cellules sont groupées en îlots dont les limites ne sont pas toujours bien définies. Outre les périkaryons ces amas renferment : des expansions dendritiques, extrêmement ramifiées provenant des cellules qui logent dans les intervalles des îlots ; des prolongements protoplasmiques très compliqués, issus de petits neurones inclus dans les îlots ; enfin, des arborisations axiles très touffues, en nombre extraordinaire, et dues aux collatérales lancées par la branche descendante du trijumeau.

Le cylindraxe de ces cellules est très fin, il émet plusieurs collatérales qui se ramifient dans la substance gélatineuse du trijumeau. Son parcours est si irrégulier qu'il est rare de pouvoir le suivre hors de cette substance. RAMON CAJAL a néanmoins réussi parfois à le voir jusqu'à la substance réticulée grise, d'où peut-être il se rendait à la voie sensitive centrale.

Dans le type géant, les neurones ne sont pas disposés en amas, mais dispersés irrégulièrement dans toute la substance gélatineuse. Leurs expansions dendritiques embrassent souvent les faisceaux verticaux de la substance gélatineuse. Leur axône est connu dans tous les détails. Il projette une, deux ou plusieurs collatérales qui se ramifient dans la substance gélatineuse et dans la substance réticulée grise ; il traverse ensuite la ligne médiane du bulbe à différents niveaux et se continue enfin par une fibre verticale ascendante de la voie centrale du trijumeau du côté opposé. Cette continuation ne s'effectue pas d'ordinaire par simple inflexion, car, le plus souvent, le cylindraxe des cellules du type géant se bifurque en branche ascendante et descendante au moment où il touche à la voie

centrale. Tous les axônes de ce type cellulaire ne franchissent pas le raphé ; il en est, qui, parvenus à la limite postérieure de la substance réticulée grise, se coudent, et produisent avec leurs congénères une voie à la fois ascendante et descendante par une bifurcation qui s'opère en un point voisin du genou du facial.

Voies centrales courtes et longues du trijumeau. — La région de la substance blanche où se concentrent la plupart des cylindraxes directs et indirects issus de la substance gélatineuse trigéminal est située dans la partie postérieure de la substance réticulée grise. Parfois, les cylindraxes qui s'y rendent se partagent en deux branches, l'une entrant dans la voie centrale sensitive trigéminal située du même côté que leur cellule d'origine, l'autre, traversant le raphé pour s'incorporer à la voie homonyme du côté opposé, où, à son tour elle se bifurque en branches ascendante et descendante. Les deux espèces de cylindraxes émettent de nombreuses collatérales qui se ramifient dans les interstices des substances réticulées grise et blanche ; quelques-unes d'entre elles se jettent en particulier dans les noyaux moteurs facial et ambigu.

On peut considérer ces voies comme des conducteurs sensitifs courts, chargés exclusivement peut-être de provoquer des réflexes dans les foyers moteurs du bulbe.

Il existe cependant d'autres voies, issues également de la substance gélatineuse trigéminal. RAMON CAJAL a vu sortir de la portion la plus antérieure de la substance gélatineuse des cylindraxes, qui se divisaient en branche ascendante et descendante dans la région antéro-latérale de la substance réticulée blanche, point où se trouvent précisément nombre de fibres du ruban de Reil. D'autres axônes de même origine franchissaient le raphé et prenaient, dans différents plans de la substance réticulée blanche du côté opposé, une direction verticale. Cette situation donne à penser que ces voies constituent un système à long trajet, surtout ascendant, système prolongé, peut-être, jusqu'à la couche optique ou plus loin encore.

★★

Après cette description détaillée des voies centrales du trijumeau on peut passer à l'étude des noyaux moteurs qui inté-

ressent le réflexe linguo-maxillaire, c'est-à-dire des noyaux du facial et du nerf masticateur.

Le noyau moteur du facial. — Les cellules de ce noyau sont multipolaires, de taille moyenne ou grande. Une partie de leurs cylindraxes sort du bulbe du même côté, une autre traverse le raphé.

Fibres sensibles afférentes du noyau du facial. — Ce sont :

1° Les collatérales et les terminales du reste du cordon latéral. Ces fibres, arrivées au noyau, s'y ramifient et y produisent un plexus très riche, qui, en certains points, se condense en nids péricellulaires. Ces collatérales apportent indubitablement au facial l'influence réflexe des noyaux sensitifs de la moelle épinière ;

2° Les collatérales acoustiques de second et de troisième ordre ;

3° Fibres de la voie centrale de trijumeau. Les collatérales sensibles abandonnées par cette voie au noyau du facial sont nombreuses ; elles proviennent non de la racine descendante du trijumeau, mais des cylindraxes transversaux lancés par les cellules qui siègent d'ordinaire dans la partie antérieure de la substance gélatineuse. Chacun de ces cylindraxes fournit assez souvent deux fortes collatérales au noyau. *Les connexions du trijumeau et du facial ont lieu uniquement par le moyen des collatérales ou des terminales des fibres de second ordre, ce qui rentre dans la règle commune à toutes les relations sensitivo-motrices du bulbe.* Dans le cas particulier du facial, en raison même de l'extrême proximité de son noyau et de la racine sensitive du trijumeau, on devrait apercevoir avec la plus grande aisance les collatérales directes qui uniraient ces deux organes ; or, RAMON CAJAL ne les a jamais vues, bien que dans le plus grand nombre de ses préparations les collatérales de la racine descendante du trijumeau fussent admirablement et complètement imprégnées.

Les noyaux moteurs du trijumeau. — La racine motrice du trijumeau tire son origine de deux noyaux. L'inférieur, le noyau principal ou masticateur, est volumineux et se trouve situé dans la substance réticulée grise du bulbe. Le supérieur,

qui a l'aspect d'une trainée cellulaire, est le noyau accessoire. Il est placé dans le tubercule quadrijumeau postérieur.

Le noyau principal. — Ses cellules sont volumineuses, de dimensions semblables à celles du facial, leur corps est multipolaire et étoilé. Leurs cylindraxes, groupés en paquets, sortent du bulbe en un point situé sur le côté interne de la racine sensitive du trijumeau.

Fibres afférentes. — On peut distinguer les collatérales sensitives et les collatérales motrices.

Les collatérales sensitives proviennent des tubes nerveux de la voie centrale et latérale du trijumeau. Elles se ramifient à plusieurs reprises à l'intérieur du noyau et contribuent, pour une part seulement, à l'édification des nids péricellulaires. D'autres axones proviennent de la substance gélatineuse trigéminal; après avoir franchi le raphé, ils deviennent verticaux en différents points de la substance réticulée grise du côté opposé. Les collatérales directes de même source n'existent pas ou sont très rares.

Collatérales motrices. — La masse principale des arborisations péricellulaires est due à des collatérales lancées par des radiculaires du noyau moteur accessoire ou descendant du trijumeau. Les radiculaires du noyau accessoire donnent, chacune, au noyau masticateur deux, trois et même quatre de ces fortes collatérales.

Noyau accessoire ou descendant. — La forme des cellules de ce noyau est étrange et diffère de tous les corpuscules moteurs connus. Elles sont unipolaires. Leurs axones sont plus épais que toutes les radiculaires motrices.

Ils envoient de fortes collatérales aux neurones du noyau principal et pénètrent dans la racine motrice de la 5^e paire.

Les fibres afférentes motrices proviennent des neurones situés plus haut dans le noyau; les fibres sensitives proviennent de la substance gélatineuse trigéminal du même côté et du côté opposé.

Voici (fig. 6) le schéma proposé par RAMON Y CAJAL pour indiquer les trajectoires d'influx dans le réflexe de mastication. Ce schéma convient aussi bien au réflexe linguo-maxillaire.

D. — EXCITABILITÉ.

Dans l'arc réflexe linguo-maxillaire on peut mesurer directement la chronaxie des éléments suivants : du neurone sensitif, du neurone moteur et du muscle. Ceci a déjà fait l'objet

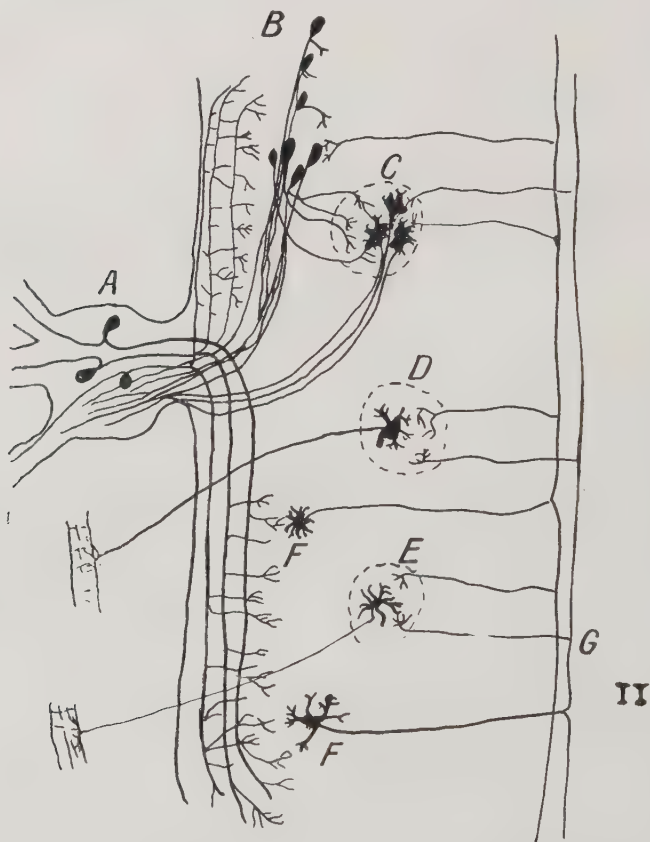


FIG. 6.

A. ganglion de Gasser. — B. noyau moteur accessoire. — C. noyau moteur principal. — D. noyau moteur du facial. — E. noyau moteur de l'hypoglosse. — F. cellules de la substance gélatineuse de la racine sensitive du trijumeau. — G. voie centrale du trijumeau.

d'études de CARDOT et LAUGIER (12) et de BREMER et RYLANT (3). Les résultats de ces auteurs ne sont cependant pas concordants.

D'après CARDOT et LAUGIER en effet, toutes les parties de

l'arc, sauf les terminaisons sensibles de la muqueuse linguale, sont isochrones. Les terminaisons mêmes ont une chronaxie notablement plus élevée que le reste de l'arc. Comme le lingual se termine dans la muqueuse linguale (en dehors des bourgeons du goût) par des ramifications simples ou par des corpuscules de Pacini, la différence de chronaxie entre les terminaisons et le tronc du nerf sensitif indiquerait l'existence de deux chronaxies différentes à l'intérieur d'un même neurone normal.

Ceci est en contradiction avec la conception générale de L. LAPICQUE qui admet que la chronaxie est une propriété protoplasmique et a par conséquent la même valeur sur toute étendue du protoplasma donné. Ce fait demande donc à être analysé avec plus de détails.

D'après BREMER et RYLANT, le nerf lingual aurait une chronaxie deux à trois fois plus grande que les nerfs moteurs (mylo-hyoïdien et filet digastrique du facial). Les terminaisons du maxillaire supérieur auraient la même chronaxie que le lingual.

Les expériences que j'ai entreprises (39) pour trouver les causes de ces divergences ont conduit aux résultats suivants :

Le tronc du lingual contient des fibres d'excitabilité différente. Celles qui innervent la muqueuse de la langue ont réellement dans la grande majorité des cas une chronaxie de deux à cinq fois plus grande que celle des nerfs moteurs ; les autres, qui innervent la muqueuse du plancher de la bouche, ont une chronaxie petite, très voisine de celle des nerfs moteurs. Ces fibres à petite chronaxie forment un filet qui se détache du tronc du lingual au voisinage de la corde du tympan et se dirige en avant, cheminant sous le muscle mylo-hyoïdien parallèlement au bord du maxillaire. (A de la fig. 5.)

Si, pour mesurer la chronaxie, on place les électrodes en amont de cette division, sur le tronc commun, on peut obtenir une chronaxie petite, d'où les résultats de CARDOT et LAUGIER. Si, au contraire, on les place en aval de la division, il n'y a plus dans le tronc que les fibres lentes constatées par BREMER et RYLANT.

Quant à la chronaxie des terminaisons nerveuses de la muqueuse du plancher et de la langue, elle s'est toujours montrée identique à celle de la branche nerveuse correspondante. On pourrait, à la vérité, objecter que ce ne sont pas les ramifications ultimes qui sont excitées par les électrodes piquées dans la langue, les différences signalées ont cependant été constatées dans les conditions identiques.

Voici les détails d'une expérience à ce sujet.

13 janvier 1930. — Chien de 9 kg. 600 morphiné, ayant reçu 29 cc. de chloral (solution à 10 %) au début de l'expérience et une dose supplémentaire de 19 cc. avant le commencement de mesures. Côté droit préparé. Circuit classique pour mesure de la chronaxie. Electrodes : Ag/AgCl/NaCl. Courant ascendant sur les nerfs sensitifs et descendant sur les nerfs moteurs.

Endroit excité	Capacité chronaxique en millièmes de microfarad
Muqueuse linguale au voisinage de la pointe....	90
Branche du lingual qui l'innerve.....	85
Muqueuse du plancher buccal	33
Branche du lingual qui l'innerve.....	36
Nerf mylo-hyoïdien (moteur)	30
Ventre antérieur du muscle digastrique.....	33

On observe d'ailleurs des variations systématiques de chronaxie lorsqu'on passe d'un filet sensitif à un autre.

Les mesures recueillies dans le tableau ci-dessous ont été faites sur les chiens anesthésiés au chloral-morphine, placés sur le dos, la tête en extension. Circuit classique (27, p. 283 et suiv.) pour mesure de chronaxie. Electrodes Ag/AgCl/NaCl. Courant ascendant sur les nerfs sensitifs, descendant sur les nerfs moteurs. On n'isolait pas le nerf mylo-hyoïdien qui adhère au digastrique pour éviter toute lésion ; on glissait une bandelette de caoutchouc entre le muscle et le nerf et l'on posait la cathode sur ce dernier. La chronaxie des nerfs sous-orbitaires et sphéno-palatin était mesurée sur leur trajet dans la fosse ptérygo-maxillaire.

Chaque chiffre du tableau correspond à la moyenne de plu-

sieurs mesures. Les chiffres placés sur la même ligne correspondent aux mesures faites sur différents filets dans des intervalles de temps assez petits. La chronaxie ne variait pas pendant ce temps comme l'indiquaient les mesures successives faites alternativement tantôt sur l'un, tantôt sur l'autre des filets étudiés.

Si l'on changeait au cours de l'expérience les conditions expérimentales (si l'on réinjectait le chloral par exemple) ou s'il y avait une évolution apparemment spontanée de la chronaxie, les chiffres correspondants à ce changement sont placés sur des lignes successives, de sorte que l'on peut considérer les chiffres placés sur la même ligne comme correspondant à la chronaxie des différents filets au même moment.

Les lettres qui indiquent les endroits excités correspondent à celles de la fig. 5.

Les chronaxies sont exprimées en millièmes de microfarad.

La chronaxie du filet digastrique du facial est très difficile à mesurer dans des bonnes conditions car ce nerf est difficilement accessible. Elle paraît être égale à celle du ventre postérieur du muscle qu'elle innerve et à celle du nerf mylo-hyoïdien et du ventre antérieur.

Dans les conditions d'anesthésie où les animaux étaient placés au cours de ces expériences, la chronaxie ne dépendait pas de la position initiale des mâchoires (serrées, ou plus ou moins écartées) au moment de la détermination.

Chronaxie du lingual (B) (exprimée en millièmes de mf.).

	Mâchoires écartées 60°-70°	Mâchoires serrées
15-XI-29	55	55
21-XI-29	110	111

Chronaxie du mylo-hyoïdien.

	Mâchoires écartées 60°-70°	Mâchoires serrées
21-XI-29		
—	(2) 23	(1) 18
—	(4) 36	(3) 33

(Les chiffres entre parenthèses indiquent l'ordre des mesures. On voit ici évolution spontanée de la chronaxie, mais on ne constate pas d'influence de la position des mâchoires.)

Le réflexe croisé avait toujours la même chronaxie que le réflexe direct.

On voit sur le tableau des moyennes que les différents filets sensitifs ont des chronaxies qui ne sont pas tout à fait identiques entre elles et qui s'écartent plus ou moins de celle du nerf moteur.

Si, pour la plupart de ces filets, le rapport de la chronaxie sensitive à la chronaxie motrice n'atteint pas la valeur 2, il n'en est plus de même pour la branche linguale. Chez la plupart des chiens ce rapport dépassait 2 et pouvait atteindre 5.

Un rapport aussi élevé produit, dans une préparation périphérique neuro-musculaire, une disjonction du type vétratrinique (impossibilité pour l'influx d'une cellule à grande chronaxie d'exciter une cellule dont la chronaxie est plus de deux fois plus petite).

Pour interpréter le passage d'influx dans l'arc linguo-maxillaire, il faudrait recourir à une des hypothèses suivantes :

I. — Le muscle digastrique contient des fibres à grande chronaxie à côté des fibres à petite chronaxie, seulement les premières ne sont pas mises en évidence par des stimuli liminaires. Ces fibres à grande chronaxie constitueraient avec celles qui innervent la muqueuse linguale des arcs isochrones.

Cette interprétation est cependant peu vraisemblable : 1° il est peu probable, dans le cas d'hétérogénéité, que les essais liminaires atteignent chaque fois les fibres rapides ; 2° les réponses réflexes maximales consécutives à l'excitation des fibres linguales sont, comme on le verra plus loin, aussi grandes que les réponses maximales obtenues à partir d'arcs isochrones ; elles paraissent donc mettre en jeu le même nombre de fibres musculaires et par conséquent les fibres à petite chronaxie également.

II. — La seconde hypothèse consisterait en ceci : les neurones que l'influx traverse successivement sont disposés suivant les chronaxies décroissantes, de façon que le rapport entre les chronaxies de deux neurones successifs ne dépasse pas 2. Il faut remarquer cependant que les rhéobases sont, en général, très basses dans l'arc linguo-maxillaire.

III. — La dernière interprétation enfin consisterait à admettre que la valeur du rapport provoquant la disjonction fonctionnelle dans les centres nerveux est différente de celle qui

empêche la transmission d'excitation du nerf moteur au muscle.

De nouvelles recherches seraient nécessaires pour choisir entre ces hypothèses.

Influence du degré d'anesthésie sur la chronaxie des différents éléments de l'arc linguo-maxillaire. — Contrairement à ce que l'on observe dans le réflexe de clignement des paupières (LUBINSKA) (41, 42), la chronaxie sensitive du réflexe linguo-maxillaire ne varie pratiquement pas avec la profondeur de l'anesthésie au chloral-morphine.

Il y a des chiens chez lesquels la chronaxie sensitive est très instable et varie irrégulièrement d'une détermination à une autre. Chez d'autres cependant les oscillations de chronaxie sont très petites et l'on pourrait observer facilement, si elle existait, une évolution de chronaxie en fonction de la dissipation de l'anesthésie. En fait, bien que beaucoup de caractères du réflexe changent avec le degré de l'anesthésie, sa chronaxie reste constante.

Voici, à titre d'exemple, une expérience caractéristique où les précautions ont été prises pour éviter les variations de la rhéobase :

12-XI-31.

Chien de 7 kg. 500. Morphiné à midi. 21 cc. de chloral à 2 h. 30. Deux heures après cette injection le chien est à demi réveillé, fait des mouvements spontanés ; les excitations un peu fortes sont douloureuses. A ce moment la chronaxie de lingual (B) est :

	Heure	Chronaxie	Rhéobase	
	4 h. 40	17	19	
	4 h. 45	17	19	
Réinjection de 20 cc de chloral à	4 h. 50	..	..	L'animal s'endort profondément.
	4 h. 55	20	19	
	5 h.	15	18	
	5 h. 5	17	17	
	5 h. 18	15	17	
	5 h. 35	17	9	

Chronaxie en millièmes de microfarad.

On voit qu'il n'y a pas de changements systématiques de chronaxie, malgré que le chien passe par tous les états d'anes-

thésie, dissipée d'abord, ensuite très profonde après la réinjection et devenant moins profonde à mesure que le temps s'écoule après la réinjection.

E. — CARACTÈRES DE LA RÉPONSE RÉFLEXE.

1. — *Bilatéralité et activité des antagonistes.*

La réponse réflexe linguo-maxillaire consiste en un abaissement brusque et bref de la mâchoire inférieure.

Ce réflexe chez le chien anesthésié est bilatéral et ceci aussi bien pour les stimuli forts et moyens que pour les stimuli très faibles. Je n'ai jamais réussi à l'obtenir d'un côté seulement, du moins à partir du lingual, seul nerf que je soumettais dans ce but à des essais systématiques.

Quant à l'activité de muscles antagonistes, pendant ou après le mouvement réflexe, elle paraissait être nulle dans les conditions d'anesthésie qui existaient au cours de ces expériences.

Pour voir s'il y a innervation réciproque, on sectionnait tous les muscles abaisseurs de la mâchoire, on mettait le chien sur le ventre, la tête soulevée et la mâchoire inférieure chargée d'un poids. Le stimulus réflexogène appliqué dans ces conditions au nerf lingual devrait produire un abaissement de la mâchoire s'il y avait un relâchement des muscles releveurs de la mâchoire au moment qui correspond à la contraction des digastriques. Or, il n'y avait aucun mouvement.

De même il n'y avait aucune activité (contraction) des releveurs consécutive à la contraction des digastriques ; ceci non seulement chez les animaux endormis au chloral, mais aussi chez les animaux simplement morphinés. La mâchoire retombe après le réflexe par son propre poids, si l'animal est sur le dos. Mais si l'animal est sur le ventre, il n'y a pas de fermeture de la bouche à la suite d'ouverture réflexe.

20-V-30.

Chien de 11 kg. Morphiné à midi. 27 cc. de chloral à 3 heures. Electrodes sur la branche linguale (B) du lingual gauche. Chien sur le dos, la mâchoire inférieure maintenue entre-écartée par un caoutchouc suspendu.

On n'observe aucune tendance à la fermeture de la gueule

consécutive à la contraction des digastriques. De même si l'on maintient légèrement à la main la mâchoire pour qu'elle ne tombe pas sous l'influence de la pesanteur, on ne sent que l'ouverture réflexe, il n'y a pas de fermeture consécutive.

SHERRINGTON (50), qui a travaillé sur les chats décérébrés, a trouvé, au contraire, une activité importante des antagonistes.

2 — Les arcs « alliés » et les réponses réflexes consécutives à l'excitation simultanée de plusieurs filets sensitifs.

L'excitation de différents points du champ récepteur ou des filets sensitifs qui l'innervent met en jeu le même appareil moteur. Quelques particularités des réflexes obtenues et la chronaxie varient cependant plus ou moins d'un filet sensitif à un autre. Tous ces arcs réflexes constituent ce que SHERRINGTON a appelé « les arcs alliés » (48). Cette propriété consiste en ceci : lorsque deux points du territoire réflexogène sont excités simultanément ou successivement, il y a un *renforcement d'effet réflexe*. Lorsque, en particulier, on applique deux stimuli qui, pris isolément, sont inefficaces pour produire une réponse, celle-ci apparaît lorsque les deux stimuli sont appliqués simultanément.

Il ne s'agit pas ici de l'apparition d'effet due simplement à l'addition de deux contractions imperceptibles, car en appliquant des stimuli sous-liminaires à rythmes alternés, on obtient des réponses réflexes correspondant à un seul des rythmes employés. S'il s'agissait d'une addition mécanique des effets trop faibles pour être décelés, on ne devrait rien obtenir quand les stimuli ne tombent pas simultanément.

Ce phénomène est très facile à constater sur le réflexe linguo-maxillaire. Voici une expérience à titre d'exemple :

11-III-1929.

Chien de 22 kg. Anesthésié au chloral-morphine. Digastrique droit attelé au myographe. Deux bobines d'induction, dont une est interrompue environ 12 fois par seconde, et l'autre 6 fois. Les interruptions ne sont jamais simultanées dans les deux circuits primaires.

Stimulation de la muqueuse linguale : inefficace pour la distance des bobines employée.

Stimulation de la muqueuse du palais : inefficace pour la distance des bobines employée.

On conserve la même distance des bobines dans les deux circuits et on applique simultanément les deux séries de stimuli : le réflexe apparaît, au rythme de l'excitation de la langue.

Une réserve est cependant nécessaire : le phénomène que l'on vient de décrire n'a lieu que lorsque *un au moins des stimuli utilisés est appliqué à un rythme rapide* (plus de 2 par seconde). SHERRINGTON n'a probablement pas fait cette remarque, parce qu'il provoquait toujours son réflexe (de grattage) à l'aide de stimuli rythmés. Ce phénomène, nécessitant pour son apparition une succession d'influx à rythme rapide, ne relève plus des propriétés « statiques » du réflexe. Il sera analysé avec les propriétés « dynamiques », tandis que maintenant on passera à l'étude de ce qui a lieu lorsqu'on applique simultanément à plusieurs filets sensitifs des stimuli isolés, ou, ce qui est équivalent, appliqués à un rythme très lent (voir l'Introduction).

On excite deux filets sensitifs séparément d'abord, pour voir l'amplitude du réflexe que provoque l'excitation de chacun d'eux, puis on les excite simultanément et l'on compare la réponse obtenue dans ces conditions à celle que l'on obtenait par excitation de chaque filet pris isolément.

Voici comment on procédait : on isolait chez le chien, anesthésié et fixé de façon habituelle, plusieurs branches des linguaux des deux côtés. Il y avait deux circuits indépendants pour l'excitation par décharges des condensateurs.

Chaque circuit avait, pour produire des charges et des décharges, une clé à double contact, mue par les cames d'un cylindre à cames. Il était facile, en plaçant l'extrémité d'une de ces clés sur la circonférence contenant une came et l'extrémité de l'autre sur la circonférence ayant 2 ou 3 cames, de produire dans un circuit des stimuli à un rythme deux ou trois fois plus rapide que dans l'autre et tombant simultanément dans les deux circuits une fois sur deux ou sur trois.

On choisissait tantôt deux filets afférents du même côté,

tantôt des côtés différents, pour voir s'il y avait à ce point de vue une différence entre le réflexe direct et croisé.

Résultats obtenus : sur 64 essais où l'on excitait de cette façon différentes branches sensitives, 36 concernaient les filets pris l'un à gauche, l'autre à droite. La grande majorité des réponses (54 sur 64) à l'excitation simultanée ne dépassait pas l'amplitude de la plus forte des réponses obtenues à la suite

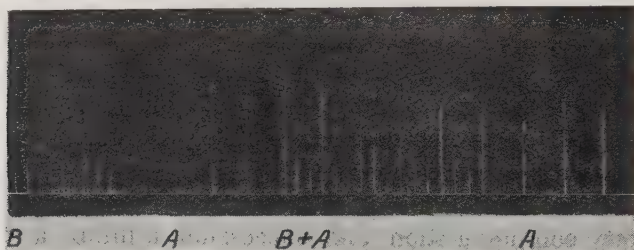


FIG. 7.

Filet B (de la fig. 5) excité au rythme de 1 par seconde ; filet A (de la fig. 5) excité une fois toutes les 3 secondes. — Les deux filets sensitifs se trouvent du même côté (droit). A, réflexes provoqués à partir du filet A. — B, réflexes provoqués à partir du filet B. — B+A, réflexes provoqués par stimulation simultanée de deux filets. (Un stimulus sur trois tombe simultanément dans les deux filets.)

de l'excitation d'un seul filet afférent. Dans 10 cas on constatait une augmentation plus ou moins prononcée, mais la réponse provoquée par la stimulation de deux filets était toujours inférieure au point de vue de l'amplitude à la somme des réponses obtenues par les deux filets séparément. 8 de ces cas concernaient les filets pris de côtés différents et 2 les filets de même côté. Cet accroissement des réponses ne se répétait cependant pas pour le même couple de filets non seulement chez différents animaux, mais même chez le même animal au cours de différents essais.

Les stimuli employés dans ces expériences étaient en général assez forts, mais sous-maximaux. Les stimuli faibles paraissent d'ailleurs donner des résultats analogues.

Lorsqu'on interrompt la stimulation d'un des filets afférents, la réponse à la stimulation de l'autre continue sans aucun changement et reste identique à ce qu'elle était avant l'excitation simultanée des deux filets.

La différence que l'on constate à ce point de vue entre les réflexes produits à un rythme suffisamment lent et ceux que l'on obtient à rythme rapide est très bien mise en évidence dans l'expérience suivante :

22-I-31.

Chien de 6 kg. 350. Anesthésie chloral-morphine. Deux circuits indépendants de décharges de condensateurs.

Fréquence	36	par minute sur filet B gauche	{	Augmentation très importante de la réponse à l'excitation simultanée.
—	108	— — — B droit		

On remarquera que l'amplitude de réponses de filet B droit s'est maintenue assez longtemps.

Quelques minutes plus tard :

Stimuli de même voltage et de même capacité que précédemment. Rythme ralenti :

Fréquence	9	par minute sur filet B gauche	{	Il n'y a pas d'augmentation de réponses correspondant à l'excitation simultanée.
—	27	— — — B droit		

Le fait que l'amplitude du réflexe obtenu à la suite de l'excitation des deux filets sensitifs n'est pas plus grande que la plus forte de celles que l'on a obtenu en excitant un de ces filets est assez déconcertant, surtout si on le rapproche du fait que l'amplitude du réflexe augmente avec le voltage du stimulus.

Ceci est difficile à concilier avec la loi de tout ou rien dans la fibre sensitive. Si, en effet, dans une fibre individuelle le stimulus ne peut produire qu'un influx d'amplitude et de forme déterminée, tout accroissement de la réaction réflexe doit être attribué à l'excitation de nouvelles fibres sensitives. Or, en excitant deux filets sensitifs simultanément, on excite certainement plus de fibres qu'en excitant un seul. On a une preuve qu'il y a vraiment excitation, parce que l'effet est manifeste lorsqu'on excite chacun de ces filets séparément ; pourtant cette mise en jeu de fibres incontestablement « nouvelles » ne produit pas d'augmentation de la réponse, tandis qu'on l'obtient aisément en augmentant le voltage du stimulus.

L'augmentation du voltage paraît donc produire autre chose que la simple excitation de nouvelles fibres sensitives.

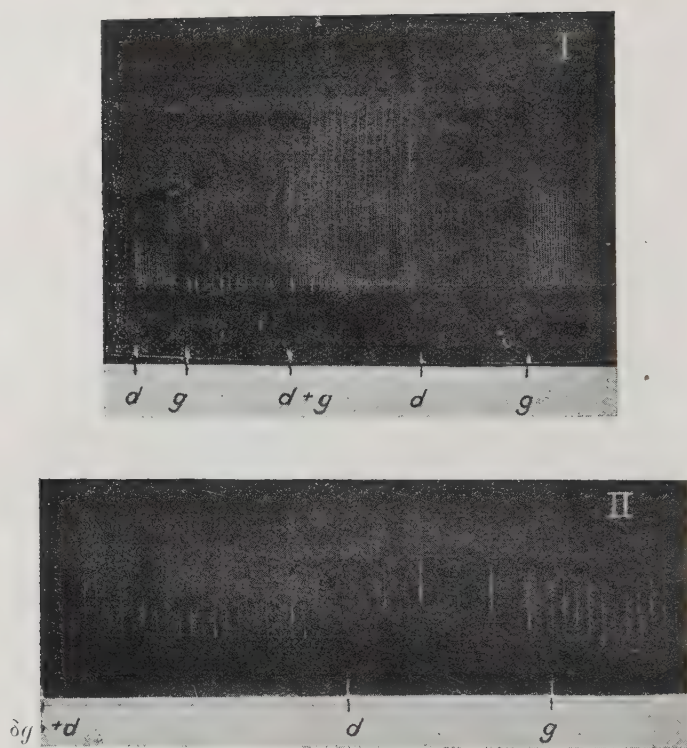


FIG. 8.

22.1.31. Stimuli appliqués aux filets sensitifs B droit et gauche. — d, réflexes obtenus par stimulation du filet B droit. — g, réflexes obtenus par stimulation du filet B gauche. — g+d et d+g réflexes obtenus par stimulation de deux filets (un stimulus sur trois tombe simultanément dans les deux filets).

Dans I le rythme des stimuli est quatre fois plus rapide que dans II.

3. — *Les réponses réflexes maxima.*

Nous avons vu que dans un centre au repos l'excitation simultanée de plusieurs filets sensitifs ne met guère en jeu plus de neurones moteurs que l'excitation du filet donnant la réponse la plus forte.

On peut se demander si la réponse maximale que l'on peut obtenir à partir de différents filets sensitifs est plus forte pour certains d'entre eux que pour d'autres et, en particulier, si

un filet très mince, contenant peu de fibres sensibles peut mettre en jeu autant d'unités motrices qu'un gros tronc sensitif.

Pour le savoir, on peut isoler quelques filets du lingual, chercher et enregistrer les réponses maxima que l'on peut obtenir à la suite de la stimulation de ces filets et ensuite appliquer le stimulus maximal au tronc même du lingual en amont de toute division et comparer l'amplitude de la réponse ainsi obtenue à celle que produit l'excitation des filets plus minces, ne contenant qu'une partie des neurones du tronc commun.

Un stimulus déterminé, aussi bien maximal que sous-maximal donne lieu à des réflexes dont l'amplitude n'est pas rigoureusement constante dans les conditions données. Comme les oscillations d'amplitude du réflexe varient un peu d'un filet sensitif à un autre, il m'a semblé plus utile que d'établir les moyennes, de donner une courbe de fréquence complète des amplitudes des réflexes provoqués par excitation de chaque filet. Pour cela, après avoir produit, à l'aide de stimuli maximaux, un certain nombre de réflexes à partir de différents filets, j'ai mesuré leurs amplitudes et compté le nombre de fois que cette amplitude apparaissait. Voici les détails d'une expérience : 14-II-31.

Chien de 19 kg. Anesthésié au chloral-morphine. Enregistrement des mouvements de la mâchoire. Les filets A et D de la fig. 5 isolés du côté gauche de même que le tronc du lingual en amont de toute division, E. On a d'abord cherché le voltage du stimulus nécessaire pour chaque filet, pour obtenir la réaction maxima, ensuite on a produit une série de réflexes à partir de chaque filet à l'aide de stimuli un peu plus forts que ceux qui sont nécessaires pour obtenir la réponse maximum.

La fig. 9 indique les résultats obtenus.

On voit qu'il est possible d'obtenir, à partir du filet A, des réflexes aussi amples qu'à partir du gros tronc lingual. Ceci indique qu'un petit nombre des fibres sensibles est en relation avec l'ensemble du centre réflexe et aussi que si l'ensemble des neurones centraux a été excité par les influx arrivant par ces fibres, les autres influx qui y arrivent simultanément ne produisent aucun effet apparent.

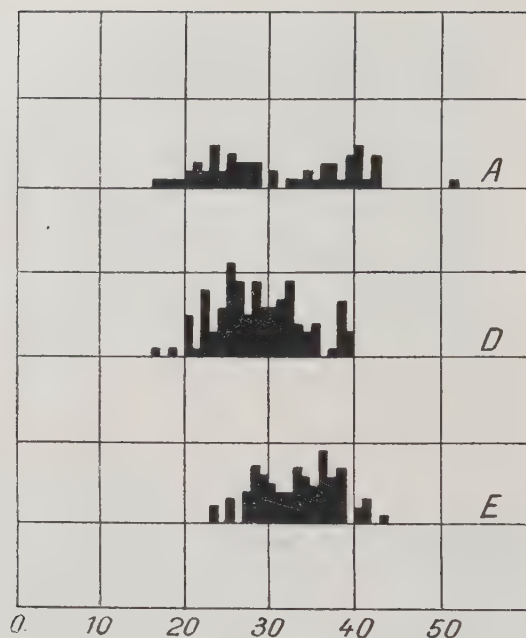


FIG. 9.

En abscisses, l'amplitude de la réponse réflexe en millimètres ; En ordonnées, le nombre de fois de l'apparition de cette amplitude. Ces réflexes ont été obtenus à partir des filets A, D et E du lingual. (Ces lettres correspondent à celles de la fig. 5.)

4. — *L'amplitude de la réponse réflexe.*

Il s'agit dans ce chapitre uniquement des réflexes provoqués à des intervalles de temps suffisamment grands, lorsque le centre considéré se trouve au repos.

Lorsque l'anesthésie de l'animal n'est pas très profonde, la grandeur de la réponse réflexe varie avec l'intensité du stimulus soit linéairement, soit, dans d'autres expériences en S, croissant très lentement d'abord, rapidement ensuite et de nouveau lentement au voisinage du maximum ; ce maximum est parfois difficile à atteindre, la réponse continuant à croître légèrement pour des voltages de plus en plus grands.

Dans d'autres expériences encore on obtient des courbes d'amplitude en fonction du voltage qui semblent n'être que des fragments inférieurs ou supérieurs de la courbe en S.

Il ne serait d'ailleurs intéressant de préciser davantage l'allure de ces courbes que s'il y avait proportionnalité entre le voltage du stimulus et le nombre de fibres sensibles excitées. Or, un nerf est constitué par des fibres excitables qui baignent dans un milieu conducteur, dont la conductibilité peut différer de celle des fibres. Si ces dernières sont généralement parallèles à l'axe du nerf, elles sont cependant disposées de façon irrégulière, et ne sont pas équidistantes ; il n'y a donc aucune raison *a priori* de supposer que le nombre des fibres excitées est proportionnel à l'intensité du stimulus.

La vitesse de croissance de la courbe est notablement changée chez l'animal en anesthésie profonde.

Le seuil (dans le cas de chloral-morphine) n'est pas ou n'est guère modifié, mais la croissance se ralentit sensiblement et l'amplitude du réflexe reste petite même pour les stimuli à voltage élevé. Voici une expérience, où l'on a d'abord produit les réponses réflexes avec des stimuli à voltage croissant chez l'animal dont l'anesthésie était presque complètement dissipée ; ensuite on a réendormi l'animal par injection d'une dose supplémentaire de chloral, et l'on a produit des réflexes à l'aide de stimuli analogues à ceux de la série précédente.

Chaque point du graphique correspond à la moyenne de 10 à 20 réponses réflexes.

12-XI-31.

Chien de 7 kg. 500. Morphiné à midi. 21 cc. de chloral à 2 h. 30. Excitations par décharges de condensateurs. Capacité constante = 0 mf. 5 pendant toute la durée de l'expérience. Voltage maximum employé 20 v. Un intervalle de 3-4 secondes est laissé entre 2 réflexes successifs.

La série des réflexes de la courbe I (fig. 10, a) à 4 h. 30. L'animal est à demi réveillé, mouvements spontanés apparaissent. Chronaxie du filet lingual excité 17, rhéobase 19 à 4 h. 40. A 4 h. 50 injection de 20 cc. de chloral. A 5 h. 18 chronaxie 15, rhéobase 17. A 5 h. 20 commencement des réflexes de la courbe II (fig. 10, a).

Une autre expérience qui illustre bien l'influence du degré d'anesthésie sur l'amplitude de la réponse réflexe provoquée

par les stimuli de différents voltages est celle de 23-VI-31.
Chienne de 8 kg. Morphinée à 8 h. 30. A 10 h. 24 cc. de chloral.

A midi 35, 16 cc. de chloral.

2 h. 30.

Réflexes de la série I (fig. 10, b).

3 h. 25, 16 cc. de chloral.

Réflexes de la série II (fig. 10, b).

5 h. 30.

Réflexes de la série III (fig. 10, b).

8 h. 30.

Réflexes de la série IV (fig. 10, b).

Ici la courbe I était obtenue chez l'animal dont l'anesthésie était dissipée, II dans un sommeil profond après réinjection du chloral, III et IV successivement à des degrés divers de dissipation.

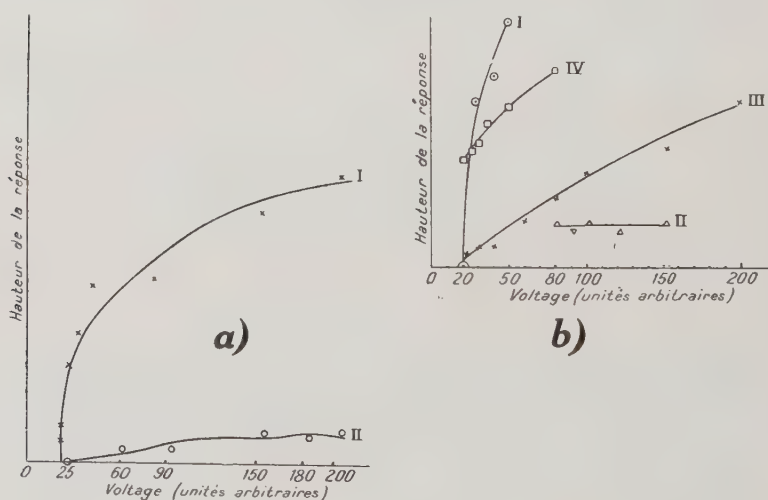


FIG. 10.

Ainsi le sommeil profond influe moins sur le seuil du mouvement réflexe qui ne varie pas beaucoup, que sur le nombre de neurones moteurs qu'une excitation maximale du nerf sensitif peut mettre en branle. Ce nombre est beaucoup plus petit dans l'anesthésie profonde que dans l'anesthésie légère. Il est à remarquer que la chronaxie du nerf sensitif conserve la même valeur dans les divers degrés d'anesthésie.

5. — *Variabilité de la réponse réflexe.*

Lorsqu'on produit le réflexe linguo-maxillaire à l'aide des stimuli isolés de forme et d'intensité constantes et lorsqu'on prend les précautions nécessaires pour éviter autant que possible tout autre stimulus pouvant exciter l'animal, on enregistre des réponses d'amplitude variable, et ceci aussi bien pour les stimuli appliqués à la muqueuse linguale ou palatine que pour les stimuli appliqués au nerf sensitif.

Les mêmes stimuli appliqués au nerf moteur du digastrique donnent naissance à des contractions d'amplitude rigoureusement constante ; on peut donc situer la source de variabilité soit dans le centre, soit dans la fibre sensitive. La première de ces hypothèses paraît plus probable.

Comme au cours de l'expérience on évite tout influx sensitif d'origine extéroceptive, les variations d'amplitude que l'on observe doivent être attribuées à l'influence qu'exercent sur le centre considéré les autres centres nerveux, les modifications physiologiques d'origine non-nerveuse ou les changements éventuellement spontanés de l'état du centre linguo-maxillaire.

Une des causes qui influent sur la grandeur de la réponse réflexe est, comme l'ont déjà montré CARDOT, CHERBULIEZ et LAUGIER, l'activité du centre respiratoire, mais ce n'est pas la cause unique de variabilité.

Lorsqu'on établit les courbes de fréquence pour les amplitudes du réflexe obtenu par des stimuli invariables, permettant de supposer un nombre sensiblement constant de fibres sensitives excitées, on constate, dans ce cas également, des différences importantes entre les courbes qui correspondent à l'anesthésie légère et celles qui correspondent à l'anesthésie profonde.

Voici une expérience caractéristique à ce sujet :

26-X-31.

Chien de 13 kg.500. Morphiné à midi. A 3 h., 30 cc. de chloral. Enregistrement du mouvement de la mâchoire. Circuit à décharges de condensateurs. Un stimulus toutes les trois secondes. Deux branches, A et B, du lingual gauche. Capacité maintenue constante (0 mf. 575) pendant toute la durée de l'expérience.

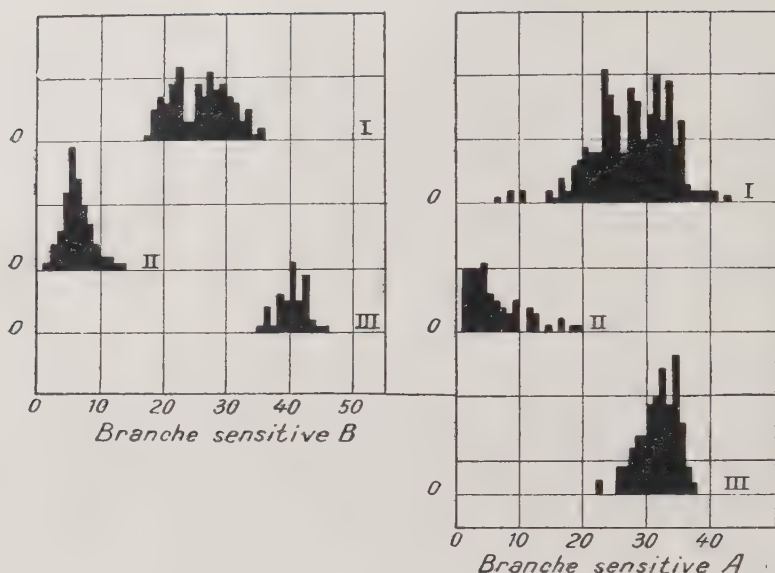


FIG. 11.

En abscisses la hauteur de la réponse réflexe en millimètres. En ordonnées la fréquence d'apparition des réponses de hauteur correspondante.

Pour chacune des branches sensibles excitées les courbes I ont été obtenues lorsque l'anesthésie du chien était en grande partie dissipée, le voltage des stimuli employés = 2 v. Les courbes II étaient obtenues après réinjection du chloral à l'animal. Les stimuli appliqués ici étaient les mêmes qu'avant la réinjection. Les courbes III sont obtenues après la réinjection, le voltage des stimuli étant doublé.

Les courbes de fréquence du réflexe obtenu dans un état déterminé d'anesthésie à partir de deux filets sensitifs différents se ressemblent. Ceci est une présomption de plus que la variabilité est d'origine purement centrale.

Chez l'animal qui ne dort pas trop profondément les courbes de fréquence sont très étalées et dans certains cas nettement hétérogènes. Pour un stimulus invariable l'animal donne, dans ces conditions, tantôt des réponses amples, tantôt des réponses très faibles. Lorsqu'on endort profondément l'animal, non seulement l'amplitude moyenne diminue fortement, comme on l'a d'ailleurs déjà vu dans le chapitre précédent, mais en même temps l'étalement de la courbe diminue, les réponses

devenant plus uniformes chez l'animal profondément endormi. Ce resserrement d'oscillations persiste même si, en augmentant le voltage du stimulus, on obtient une amplitude moyenne supérieure à celle que présentait la courbe étalée. (Pour l'obtenir il faut évidemment rester dans des limites de voltages très bas avant le sommeil profond.)

L'anesthésie profonde élimine donc un certain nombre de facteurs qui rendaient la réponse variable chez l'animal moins anesthésié, elle resserre le rapport entre la grandeur du stimulus et celle de la réponse.

Il faut remarquer que les variations d'amplitude du réflexe peuvent être dues à deux causes différentes :

1° L'activité d'un nombre plus ou moins grand de grappes neuro-myoniques ;

2° Réaction multiple (tétanique) des grappes en activité. Certains réflexes seraient des secousses, tandis que d'autres des tétanos brefs.

Il est possible que les variations d'amplitude que l'on observe sont dues à ces deux facteurs.

6. — *Influence de la strychnine sur le réflexe linguo-maxillaire.*

Cette étude fut entreprise sur le conseil de M. L. LAPICQUE.

Voici les faits observés :

Lorsqu'on injecte une solution de strychnine dans la veine d'un chien anesthésié, chez lequel on provoque les réflexes linguo-maxillaires par des stimuli modérés et espacés, on voit au bout d'une quinzaine de secondes une augmentation très importante d'amplitude des mouvements réflexes.

De plus, de localisés qu'ils étaient, les mouvements deviennent plus ou moins généralisés : les pattes, le tronc répondent en même temps que la mâchoire à chaque stimulus appliqué au lingual. Le seuil du mouvement des pattes est même inférieur à celui du maxillaire, de sorte qu'en excitant avec des stimuli faibles, que l'on augmente progressivement, le premier mouvement que l'on observe, est celui des pattes.

Cette augmentation considérable d'amplitude du réflexe provoqué à l'aide d'un stimulus de force moyenne n'est pas accompagnée d'un abaissement du seuil de l'excitation. Si l'on observe le plus petit mouvement perceptible, on constate que le stimulus nécessaire pour le provoquer n'est pas plus faible

chez l'animal strychnisé que chez l'animal non-strychnisé. M. L. LAPICQUE insiste sur l'importance de ce fait.

On peut obtenir les réponses d'une certaine amplitude avec des stimuli plus faibles chez l'animal strychnisé, mais le seuil demeure constant. L'expérience suivante en témoigne.

3-VII-29.

Chien de 11 kg. Morphiné à 2 heures. Chloralisé à 3 heures. Une canule est mise dans la veine saphène. Stimuli : ondes d'ouverture d'une bobine d'induction, appliqués au lingual.

Seuil du réflexe à peine perceptible	Reflexe d'une amplitude
observé sur le digastrique	déterminée, enregistrable
mis à nu.	

12 cm. 75

7 cm.

Injection d'un mg. de
sulfate neutre de strychnine

à 3 h. 30

12 cm. 75

9 cm. 75

Nouvelle injection de 1 mg. de
sulfate neutre de strychnine

à 4 h.

12 cm. 75

9 cm.

La valeur des stimuli est exprimée en distance entre les bobines d'un appareil de DU BOIS REYMOND.

Les doses employées étaient de 0 mg. 08 à 0 mg. 1 de sulfate de strychnine par kilogramme. La dilution, par conséquent,

était de l'ordre de $\frac{1}{10.000.000}$, elle est insuffisante pour pro-

duire la disjonction chronaxique du nerf et du muscle qui,

d'après M. LAPICQUE (27, p. 248) est de l'ordre de $\frac{1}{1.000}$

BREMER et RYLANT (3) ont étudié la chronaxie des différents éléments de l'arc réflexe linguo-maxillaire chez l'animal strychnisé. Ils employaient les mêmes doses de chlorhydrate de strychnine dans des conditions d'anesthésie légèrement diffé-

rentes. Ces auteurs ont trouvé une diminution de chronaxie aussi bien du nerf sensitif lingual que du nerf moteur, la première diminution étant beaucoup plus importante que la seconde. La strychnisation produisait donc, d'après BREMER et RYLAND, une diminution d'écart préexistant entre les chronaxies sensitive et motrice. Quand les symptômes du strychnisme disparaissaient, les chronaxies revenaient à leurs valeurs initiales.

Dans nos expériences, malgré tous les soins apportés aux mesures, nous n'avons pas observé de diminution de chronaxie et ceci ni sur les nerfs moteurs, ni sur les nerfs sensitifs. Nous avons mesuré la chronaxie des différentes branches sensitives et du nerf mylo-hyoïdien immédiatement avant l'injection de strychnine, immédiatement après et à différents moments de strychnisation, enfin au bout d'une heure, lorsque tous les signes d'empoisonnement étaient dissipés. La chronaxie se maintenait sensiblement constante pendant tout ce temps. La rhéobase ne paraissait pas subir de variations systématiques.

15-II-30.

Chien de 24 kg. Morphiné à 2 h. 30. Chloral à 3 heures. Nerf mylo-hyoïdien droit. Mesure de τ . puis injection intraveineuse de 2 mg. de sulfate neutre de strychnine. Mesures des chronaxies.

Au bout d'une heure les effets de l'injection de strychnine sont complètement dissipés. Alors on mesure la chronaxie du n. mylo-hyoïdien gauche et injecte une nouvelle dose de 2 mg. de sulfate n. de strychnine.

Voici d'ailleurs tous les détails de cette expérience :

N. MYLO-HYOÏDIEN DROIT

Rh	Capacité chronaxique
—	—
39	20 à 25

Injection de 2 mg. de sulfate neutre de strychnine immédiatement après injection :

Rh	Capacité chronaxique
---	---
43	30
42	30
42	20
5 minutes plus tard :	
41	25
40	30
20 minutes plus tard :	
42	30
30 minutes plus tard :	
38	25
1 heures après première injection de strychnine :	

N. MYLO-HYOIDIEN GAUCHE

Rh	Capacité chronaxique
---	---
25	20
25	20
25	20
21	20

6 h. 30, injection de 2 mg. de strychnine (les électrodes se sont déplacées) :

16	30
----	----

La même constance de chronaxie s'observe sur le nerf sensitif :

20-I-30.

Chien de 22 kg. Morphiné à midi. Injection intrapéritonéale de chloral à 2 h. 30. Les filets sensitifs du côté droit de la muqueuse du plancher buccal et de la langue préparés. Une canule mise dans la saphène gauche :

		AVANT strychnine	APRÈS strychnine
Branche sensitive du plancher :	Cap. chron.	21	23
	Rhéobase...	24	14
Branche sensitive de la langue :	Cap. chron.	36	35
	Rhéobase...	35	35
Électrodes piquées dans la muqueuse linguale			36

Dans le tableau des chiffres qui suit sont indiquées les valeurs extrêmes de chronaxie constatées pour chaque période : avant l'injection de strychnine, après l'injection et après dissipation complète d'effets de strychnisation.

Je ne m'explique pas la différence de résultats rapportés ici et de ceux de BREMER et RYLANT.

F. — CONCLUSIONS CONCERNANT LE FONCTIONNEMENT RÉFLEXE

DANS LES CONDITIONS « STATIQUES ».

L'ensemble des phénomènes exposés dans les chapitres qui précèdent, permet de se faire une idée d'ensemble suivante sur la structure et sur le fonctionnement du centre réflexe linguo-maxillaire à l'état « statique ».

I. — *Il y a dans le réflexe linguo-maxillaire au moins trois neurones excités successivement : le neurone sensitif, le neurone intercalaire (de la substance gélatineuse) et le neurone moteur.* — Les faits suivants justifient cet énoncé :

1. RAMON CAJAL affirme de ne jamais avoir vu de connexions directes entre les terminaisons sensitives centrales du trijumeau et les noyaux moteurs du facial et du masticateur. Cet auteur souligne que le voisinage de ces formations est si proche, que l'on devrait apercevoir avec la plus grande facilité ces connexions si elles existaient.

2. Les fibres sensitives du trijumeau se terminent dans la protubérance et dans le bulbe du côté de leur pénétration, sans

INFLUENCE DE LA STRYCHNINE SUR LA CHRONAXIE DE L'ARC LINGUO-MAXILLAIRE

Date	Organe excité	Avant		Après		Après dissipation		Remarques
		Chronaxie (t)	Rh	Chronaxie	Rh	Chronaxie	Rh	
17/II	Branche linguale du lingual	40 à 70	12-28	40 à 70	14-25	40-70	17-18	
15/II	N. mylo-hyoïdien droit	20 à 25	39	25 à 30	40-43	25	38	Pas de soubresauts. Soubresauts.
	N. mylo-hyoïdien gauche	20	21-25	30	46			
20/I	Branche du plancher	20 à 25	21-23	22 à 25	42 à 40			
	Branche linguale	35 à 40	32-37	25 à 45	32 à 48			
16/I	Branche du plancher	19 à 25	25-39	30 à 50	20 à 26			
17/III	Branche linguale	40 à 45	9-16	45	11			Après strychnine, Rh. monte mais elle a tombé après réinjeet. et. du chloral.
18/II	Branche linguale	30 à 55	20-39	40 à 55	28 à 31			

(t) Ses Chronaxies sont exprimées ici en millimètres de microfarad.

franchir le raphé. Or, le réflexe est bilatéral, il faut donc admettre un neurone intercalaire au moins pour le réflexe croisé. Mais, CHIBA (14) a montré que la latence est rigoureusement identique pour le réflexe droit et croisé, ce qui conduit à penser que l'influx franchit dans les deux cas le même nombre de synapses.

Ce raisonnement n'est valable d'ailleurs que pour le mouvement réflexe des ventres antérieurs du digastriques. Les ventres postérieurs sont innervés par le facial qui, lui, présente une décussation motrice susceptible d'expliquer les faits observés.

Mais c'est sur le ventre antérieur isolé que la plupart des expériences ont été faites.

II. — Chaque fibre sensitive trigéminal se bifurque en arrivant à la protubérance en une branche ascendante et une branche descendante. Chacune donne une multitude de fortes collatérales, qui vont toutes à la substance gélatineuse et s'y arborescent abondamment. Les arborisations terminales ne constituent pas un plexus unique et diffus, elles se disposent au contraire, en étages distincts, ce qui permet à chaque fibre d'avoir des connexions cellulaires indépendantes. Une collatérale forme souvent, à l'aide de son arborisation terminale, deux, trois, quatre nids et plus de fibrilles péricellulaires.

L'histologie révèle donc une abondance des ramifications terminales centrales de *chaque* fibre sensitive et ses connexions avec un grand nombre d'éléments terminaux.

Cette constatation est confirmée par les données expérimentales. Nous avons vu qu'il est possible de provoquer la réponse réflexe maxima en excitant un filet sensitif très mince, ce qui signifie qu'un petit nombre de fibres sensibles peut mettre en jeu, par l'intermédiaire des cellules de la substance gélatineuse, l'ensemble des neurones moteurs du centre linguo-maxillaire.

Cet ensemble ne doit d'ailleurs pas être considéré comme une entité anatomique, composée d'un nombre déterminé de neurones, par exemple de tous ceux qui innervent les muscles digastriques.

Le nombre de neurones fonctionnels varie, au contraire, d'un moment à un autre. Une excitation déterminée des fibres sensibles n'est capable de mettre en jeu qu'une partie des neurones moteurs qu'elle excitait quelques instants auparavant.

Cette variabilité indique des changements physiologiques incessants de l'état du centre. Au point de vue qui nous occupe, cependant, nous pouvons affirmer l'existence des connexions centrales de chaque fibre sensitive avec un grand nombre des neurones centraux, parce que, *dans les conditions favorables*, l'excitation de cette fibre peut mettre en jeu la grande majorité des neurones moteurs.

III. — A côté de cette dispersion centrale des terminaisons d'une fibre sensitive unique, on peut signaler un fait en quelque sorte inverse du précédent, à savoir la convergence de différentes fibres sensibles vers les mêmes neurones centraux. Ceci résulte du fait que l'excitation simultanée sous-maximale de deux filets sensitifs donne lieu à un réflexe beaucoup plus faible que la somme des réponses obtenues à l'aide de stimuli identiques appliqués séparément aux mêmes filets. Généralement même, si l'amplitude du réflexe obtenu à partir d'un filet est plus grande que celle que provoque l'excitation de l'autre filet, l'amplitude qui correspond à l'excitation simultanée de deux, ne dépasse pas le plus fort des réflexes obtenus à partir d'un filet unique.

L'incompatibilité de ce fait avec la loi de tout ou rien pour la fibre sensitive a été signalée dans un des chapitres précédents.

Une autre conséquence en résulte : si, dans le centre à l'état « statique », l'influx de certaines terminaisons sensibles déclanche le réflexe, les influx qui arrivent en même temps que lui aux mêmes neurones centraux restent sans aucun effet apparent.

Il n'en est plus de même lorsque le centre ne se trouve plus dans les conditions « statiques », lorsqu'il est, par exemple, ébranlé par les stimuli qui lui arrivent à un rythme trop rapide.

IV. — A la lumière de ce que l'on sait déjà sur le centre linguo-maxillaire, on peut essayer d'interpréter un groupe de faits qui paraît au premier abord assez inattendu, à savoir l'influence de la strychnine et du degré d'anesthésie sur l'amplitude et sur la variabilité du réflexe, d'une part, et, d'autre part, la constance des chronaxies sensitives et motrices dans ces conditions, constance qui contraste singulièrement avec les changements importants dans les caractéristiques de la réponse réflexe.

Pour rendre compte de ces faits, une hypothèse, qui se justifie d'ailleurs d'elle-même, s'impose : parmi les neurônes intercalaires, disposés en quelque sorte en parallèle, auxquels aboutissent les terminaisons centrales du trijumeau, certains sont plus sensibles que les autres à l'action des anesthésiques et des poisons (soit à cause de leur situation par rapport aux capillaires, soit par leurs particularités innées).

De plus, en dehors de toute influence d'anesthésiques, leurs chronaxies normales peuvent varier plus ou moins d'un neurône à un autre.

Si l'on compare un réflexe linguo-maxillaire obtenu chez l'animal, dont l'anesthésie est légère, au même réflexe obtenu à l'aide d'un stimulus identique chez l'animal profondément anesthésié, on constate une diminution importante d'amplitude dans le second cas. De plus, en augmentant la force du stimulus on ne parvient pas à obtenir des réflexes aussi amples que ceux que l'on obtient aisément chez l'animal dont l'anesthésie est en partie dissipée. Ainsi, dans l'expérience déjà citée de 12-XI-31, le maximum d'amplitude du réflexe chez l'animal endormi profondément n'est qu'un *dixième* de ce que l'on obtient dans l'anesthésie moins profonde.

On n'observe cependant pas de changement de chronaxie ni dans les nerfs sensitifs, ni dans les nerfs moteurs. Peut-on en déduire que le changement d'allure du réflexe est sans rapport aucun avec l'excitabilité des neurônes qui constituent l'arc ?

Pour répondre à cette question il faut avoir présent à l'esprit

que, dans les deux cas (anesthésie profonde et légère), en mesurant la chronaxie réflexe, on ne mesure que celle *des éléments fonctionnels* dans les deux cas, et on peut en conclure :

L'anesthésie a supprimé l'activité de $9/10^{\text{es}}$ d'éléments qui fonctionnaient antérieurement. Le $1/10^{\text{e}}$ qui est resté fonctionnel a gardé sa chronaxie primitive. On n'a pas de renseignements directs sur celle de neurones mis hors d'action. On sait cependant qu'ils sont devenus inexcitables par les stimuli électriques isolés, ce qui n'est pas contraire à la supposition que leur chronaxie a augmenté sous l'influence d'une dose plus forte de l'anesthésique.

Le même raisonnement est valable pour l'influence de la strychnine. Cet alcaloïde déclanche une généralisation importante du réflexe, à des doses où il ne modifie pas la chronaxie des nerfs sensitifs ni des nerfs moteurs.

Mais cette fois encore on compare les éléments qui fonctionnaient avant et après l'empoisonnement et l'on constate que leur chronaxie n'a pas changé. Il serait utile de voir, avant et après l'injection de strychnine, la chronaxie des éléments qui n'ont pas fonctionné avant l'empoisonnement strychnique, et dont l'excitation par les influx sensitifs du lingual est rendue possible par ce poison. Il est intéressant de comparer à ce point de vue le réflexe linguo-maxillaire à un autre réflexe bulbaire (41, 42), offrant de nombreuses ressemblances avec le premier, s'en différenciant cependant par sa disparition plus précoce dans l'anesthésie : le réflexe de clignement des paupières (voie sensitive trigéminal). Ce réflexe fonctionne également à un stimulus unique. A des degrés divers d'*anesthésie légère*, on peut l'obtenir facilement. Il présente alors un isochronisme parfait (sauf quelques rares exceptions) des différents nerfs sensitifs réflexogènes et du nerf moteur. Ces chronaxies sont en outre très stables et paraissent indépendantes de l'évolution de l'anesthésie. Si, cependant, on endort profondément l'animal, le réflexe disparaît, et au moment où il émerge de l'anesthésie, on peut constater une période fugace de fortes chronaxies qui diminuent rapidement jusqu'à atteindre le niveau stable à partir duquel elles ne diminuent plus.

Voici un graphique qui montre cette évolution :

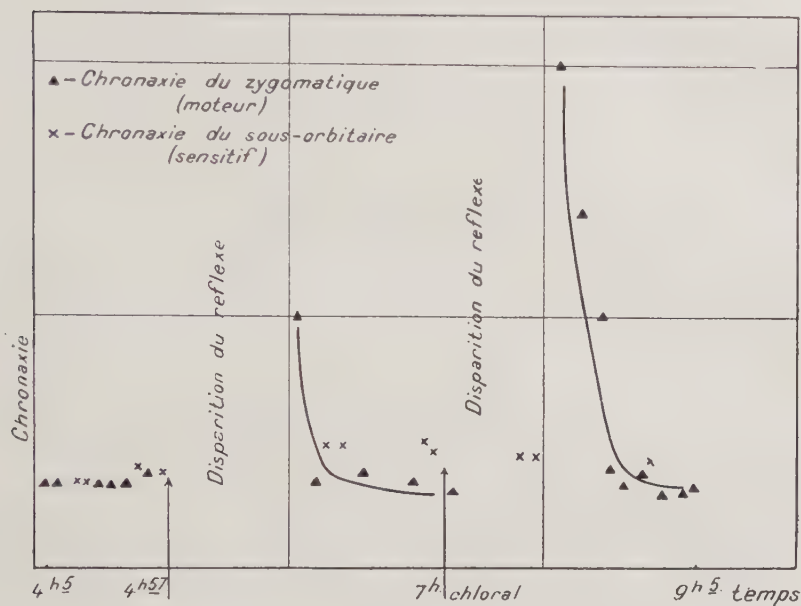


FIG. 12.

Dans ce cas, il est assez légitime de supposer que l'inexistence du réflexe dans l'anesthésie profonde est due à un hétérochronisme.

Il est difficile d'avoir une preuve analogue pour le réflexe linguo-maxillaire car, pour sa disparition complète, il faut un degré d'anesthésie si fort que l'on se trouve en présence d'un empoisonnement profond du centre respiratoire.

Ainsi, bien que ces expériences n'apportent pas de preuve décisive que la limitation du réflexe dans l'anesthésie profonde est due à l'apparition d'un hétérochronisme et sa généralisation dans l'empoisonnement strychnique à la disparition de certains hétérochronismes préexistants, elles se laissent interpréter de façon satisfaisante par cette hypothèse, sans contradictions ni artifices, et par cela même ne sont pas en contradiction avec la théorie générale de L. LAPICQUE sur le fonctionnement du système nerveux central par aiguillages chronaxiques.

IV. — PROPRIETES « DYNAMIQUES » DU RÉFLEXE LINGUO-MAXILLAIRE

Après avoir étudié quelques-unes des propriétés du réflexe linguo-maxillaire considéré à l'état statique, on peut passer à l'étude de certaines perturbations qui modifient de façon plus ou moins importante l'état du centre, et par conséquent aussi la réaction réflexe.

On a insisté dans les chapitres qui précèdent sur la nécessité d'appliquer les stimuli à un rythme suffisamment lent pour avoir le réflexe dans des conditions toujours comparables. Quelles sont donc les modifications qui apparaissent sous l'influence des stimuli réflexogènes appliqués à rythme rapide ?

A. — AUGMENTATION DE LA RÉPONSE PAR LES STIMULI A RYTHME RAPIDE.

Si l'on envoie des stimuli rythmés au centre réflexe linguo-maxillaire, on obtient, suivant l'état laissé par le fonctionnement antérieur du centre et l'intensité du stimulus employé, tantôt une augmentation, tantôt une diminution de la réponse par rapport à son amplitude normale.

Nous appellerons normale, pour le stimulus donné, l'amplitude du réflexe que l'on obtient pour ce stimulus *isolé*.

Lorsqu'on passe des stimuli isolés aux stimuli rythmés l'amplitude normale garde sa valeur pour des fréquences très basses. Ainsi, si l'on applique au nerf sensitif un stimulus toutes les 3 secondes, il n'y a pas de changement d'amplitude moyenne. Elle commence à se modifier quand la fréquence atteint 1 par seconde environ. Si le centre se trouve au repos, c'est le voltage des stimuli qui détermine le sens et la grandeur du changement observé.

Les graphiques (de la fig. 13) montrent l'évolution d'amplitude des réflexes successifs obtenus pendant quelques dizaines de secondes par des stimuli de différents voltages et de fréquence de 1, 2 ou 4 par seconde.

Pour pouvoir représenter sur le même graphique les résultats obtenus avec les différents voltages, on a simplement joint les sommets des réponses réflexes individuelles de chaque série.

Ces tracés sont, en outre, schématisés : les oscillations respiratoires n'y sont pas mises en évidence, ainsi qu'il est facile

de s'en rendre compte en comparant ces tracés aux graphiques originaux (fig. 14).

L'amplitude de la réponse initiale correspond à l'amplitude « normale » pour le voltage employé.

3-VII-31.

Chienne de 13 kg. Chloral-morphine. Stimulation par décharges de condensateurs. Enregistrement du mouvement de la mâchoire. Un temps suffisant est laissé après chaque série pour que le centre puisse revenir à l'état de repos. Capacité constante : 0 mf. 070. Le voltage varie de 30 à 200 (unités arbitraires), il est indiqué en face de chaque courbe (I et II de la fig. 13).

23-VI-31.

Chienne de 8 kg. Chloral-morphine. Stimuli-décharges de condensateurs. Enregistrement du mouvement de la mâchoire. Graphique tracé comme dans l'expérience précédente. Capacité constante : 0 mf. 070. Le voltage varie de 20 à 200, il est indiqué en face de chaque courbe. Fréquence des stimuli : 2 par seconde (III de la fig. 13).

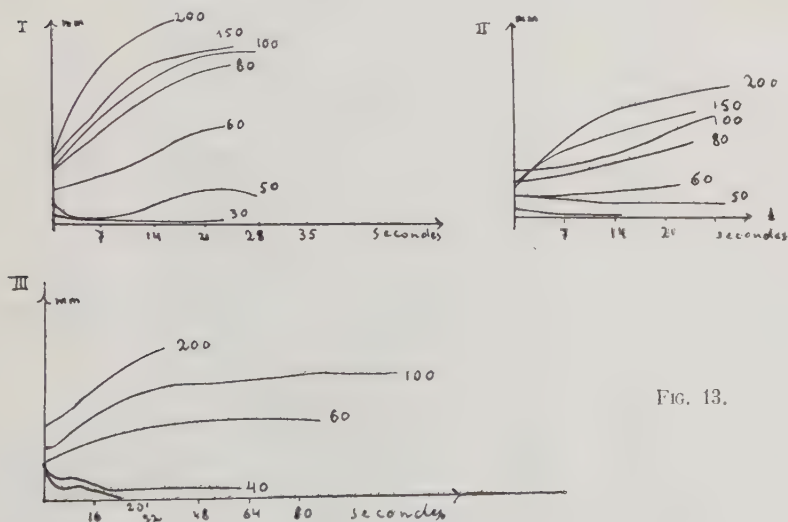


FIG. 13.

Augmentation d'amplitude du réflexe linguo-maxillaire sous l'influence des stimuli rythmés. En abscisses : la durée de stimulation ; en ordonnées : l'amplitude du réflexe. Les différentes courbes correspondent aux différents voltages des stimuli. — I. Fréquence des stimuli, 4 par seconde ; — II. Fréquence des stimuli, 1 par seconde ; III (une autre expérience). Fréquence des stimuli, 2 par seconde.

Les voltages élevés font croître progressivement l'amplitude du réflexe, tandis que les voltages faibles la font diminuer, cette diminution pouvant aller jusqu'à la disparition complète du réflexe. Les voltages moyens paraissent exercer une influence complexe qui se traduit par une diminution initiale d'amplitude suivie au bout d'une dizaine de secondes d'une augmentation. Cette augmentation peut cependant ne pas atteindre le niveau primitif « normal ».

L'allure complexe des courbes amène à penser que l'on est en présence de deux phénomènes différents, dont un est prédominant ou plus apparent lorsque le réflexe est produit à l'aide de stimuli forts et l'autre lorsqu'il l'est à l'aide de stimuli faibles.

Dans ce chapitre nous n'étudierons que l'influence de stimuli rythmés forts, qui produisent l'*accroissement de la réponse réflexe*.

Influence de la fréquence. — Une fréquence inférieure à $1/2$ (1 stimulus toutes les deux secondes) ne produit généralement pas de changement d'amplitude normale, quel que soit le voltage du stimulus. Nous avons étudié l'influence des fréquences de 1 à 10 par seconde. Dans la plupart des expériences mêmes, les fréquences utilisées ne s'échelonnent que de 1 à 4 par seconde. Ceci pour la raison suivante : les stimuli forts, appliqués à un rythme plus rapide, deviennent souvent douloureux même chez l'animal assez profondément anesthésié. Les mouvements respiratoires de la mâchoire s'accroissent alors, deviennent irréguliers, le chien crie parfois et ouvre la bouche, et il est difficile, dans ces conditions, de mesurer l'amplitude du réflexe linguo-maxillaire à côté de tant d'autres mouvements parasites de la mâchoire inférieure.

Pour les fréquences qui varient de 1 à 4 par seconde, l'amplitude maximum est généralement la même. Dans certaines expériences elle est légèrement plus élevée pour la fréquence 4 que pour la fréquence 1. Dans les expériences correctes faites avec des fréquences plus élevées, le maximum obtenu ne dépassait pas celui qui correspondait à la fréquence de 4 par seconde.

Ce qui varie avec la fréquence des stimuli ce n'est pas l'amplitude maximum, mais la façon dont elle est atteinte. L'ac-

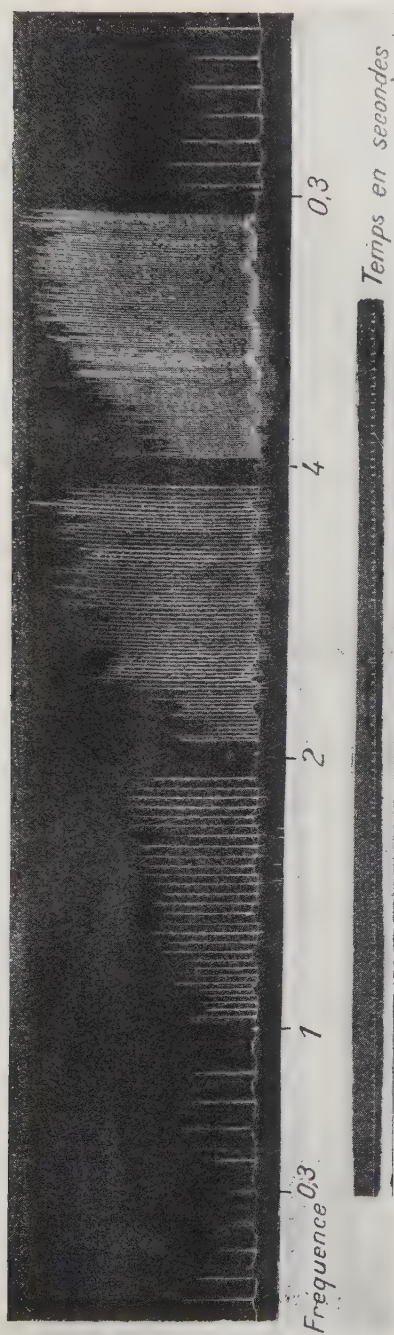


FIG. 14.

Accroissement d'amplitude du réflexe pour différentes fréquences. Voltage du stimulus resté constant pendant toute la durée de l'expérience.

croissement est beaucoup plus rapide pour les fréquences plus élevées que pour les fréquences basses.

L'augmentation d'amplitude commence presque immédiatement dans certains cas, au bout de 5, 10 et parfois même 20 secondes de stimulation dans d'autres. Pour la fréquence 4 l'accroissement commence presque toujours dès les premiers réflexes.

Le maximum est atteint au bout de 15 à 60 secondes d'excitation. Ensuite une diminution très lente commence et le réflexe revient à son amplitude initiale au bout de quelques minutes (fig. 15 et 16).

9-I-31.

Chien de 7 kg. Endormi très profondément. Stimuli appliqués au filet lingual du n. lingual. Durée de stimulation : 4 minutes à fréquence 5, et 2 minutes 45 sec. à fréquence 6.6 (fig. 15).

La fig. 16 est empruntée à l'expérience déjà citée du 23-VII-31. Ici également, l'amplitude revient au bout de quelques minutes à son niveau initial.

Dans certaines expériences cependant l'amplitude acquise semble persister très longtemps (plus de 245 secondes) sans diminuer.

L'augmentation de la contraction réflexe est surtout produite par un mécanisme central, mais il est possible que le phénomène d'augmentation purement périphérique (40) s'ajoute à l'augmentation d'origine centrale.

Il faut remarquer que l'amplitude obtenue par les stimuli rythmés est non seulement plus grande que l'amplitude normale pour le stimulus correspondant, mais aussi, très souvent, plus grande que la plus grande amplitude que l'on peut obtenir par un stimulus isolé, si fort soit-il. Voici à titre d'exemple.

Expér.	Anesthésie	Réponse maxima pour stimuli isolés.	Réponse pour stimuli rythmés.
3/VII	légère	21 mm	34 mm
23 VI	profonde	3 mm	7 mm
	légère	43 mm	30 mm



Fig. 15.

- I. Stimuli appliqués à la fréquence de 4 par seconde. Durée de la stimulation 4 minutes. Voltage 180 (unité arbitraires).
- II. Stimuli appliqués à la fréquence de 6,6 par seconde. Durée de la stimulation 2 minutes 45 secondes. Voltage 180. (Unités arbitraires.)



FIG. 16.

I — Fréquence des stimuli 2 par seconde.

II. — Fréquence des stimuli 4 par seconde.

L'interprétation la plus simple de ce fait que l'on serait tenté de faire serait celle-ci :

Un certain nombre d'arcs élémentaires dans le réflexe linguo-maxillaire fonctionnent avec un stimulus unique.

Mais à côté de cela, il existerait d'autres arcs élémentaires, qui ne pourraient être excités que par itération des stimuli. La différence entre l'amplitude du réflexe que l'on obtient au bout d'un certain nombre de stimuli et celle que l'on obtient au début correspondrait à l'activité de ceux des neurones dont l'excitation demande la sommation d'influx sensitifs.

D'autres faits montrent cependant qu'il ne s'agit pas ici de ce phénomène ou du moins qu'il ne s'agit pas exclusivement de ce phénomène.

1° Si l'on interrompt la stimulation à rythme rapide et si l'on attend quelques secondes pour produire ensuite une réponse isolée, on constate que son amplitude est plus grande que celle que l'on obtenait avec le même stimulus avant la stimulation rythmée.

15-IV-29.

Chien de 18 kg. Anesthésié au chloral-morphine. Electrodes : fils d'Ag. piqués dans la muqueuse du palais, près des incisives. Rythme lent : 1 stimulus toutes les 2 secondes, rythme rapide 12 fois plus grand : 6 stimuli par seconde. On excitait à rythme lent d'abord (qui ne produisait pas de changement d'amplitude), puis pendant 10 à 20 secondes à rythme rapide et de nouveau à rythme lent. Chaque chiffre du tableau est une moyenne d'une série de 10 ou 15 réflexes obtenus à rythme lent.

Or, si l'on applique des stimuli à rythme de 1 toutes les 2 secondes, on ne constate pas d'augmentation d'amplitude du réflexe quel que soit le nombre des stimuli appliqués. Si l'on admet que l'augmentation observée au cours de la stimulation rythmée est due à l'addition latente, on conçoit que l'intervalle pour lequel nulle sommation de stimuli n'est plus possible, correspond au temps au bout duquel tout effet laissé par les stimuli antérieurs est dissipé.

Ici, cependant, nous constatons l'augmentation d'amplitude qui se maintient même dans les réflexes produits une dizaine de secondes et plus après la cessation de la stimulation ryth-

AMPLITUDE DES RÉFLEXES

Avant stimulation rythmée	Après stimulation rythmée
mm 12	mm 19,2
13,4	22,1
17,5	21
17,5	22,5
20	23
14	22
14	23
18	25,5

mée. On est donc obligé de chercher un autre mécanisme d'augmentation du réflexe que celui de l'addition des effets latents.

2° On observe cet accroissement de la réponse réflexe après la stimulation à rythme rapide, même si cette dernière était à voltage peu élevé et ne produisait au cours de son application que des réflexes d'amplitude diminuée par rapport à la normale. (Fig. 17, graph. de l'expérience du 15 avril 1929.)

Ceci indique qu'une influence tendant à faire augmenter le réflexe s'exerce même dans les cas où elle est masquée par le

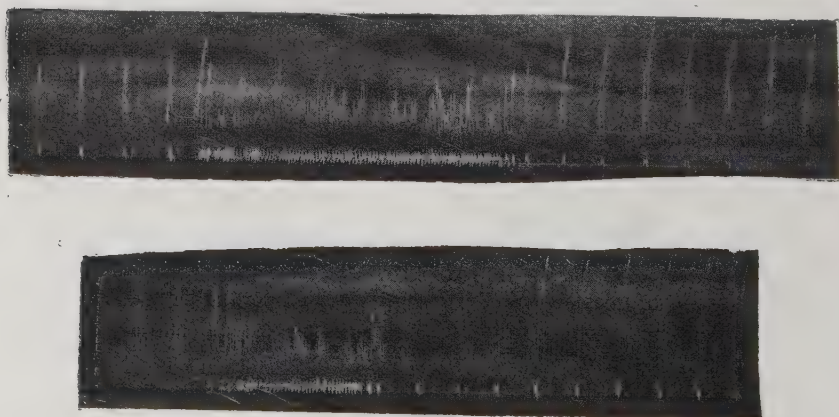


FIG. 17.

phénomène de diminution, apparaissant lui aussi à la suite d'excitations réitérées, mais se dissipant plus rapidement, ainsi que cela sera montré avec détails dans un autre chapitre.

3° La stimulation rythmée fait accroître non seulement l'amplitude des réflexes produits à partir du filet sensitif auquel on l'a appliquée, mais aussi l'amplitude des réflexes obtenus à partir des autres filets sensitifs.

11-VI-29.

Chien de 18 kg. Anesthésié au chloral-morphine.

Les électrodes amenant les stimuli à rythme lent sont piquées dans la muqueuse du palais ; une autre paire d'électrodes, amenant les stimuli à rythme rapide est piquée dans la langue.

Le centre étant au repos, on envoie des stimuli espacés au palais, puis sans les interrompre, on applique des stimuli à

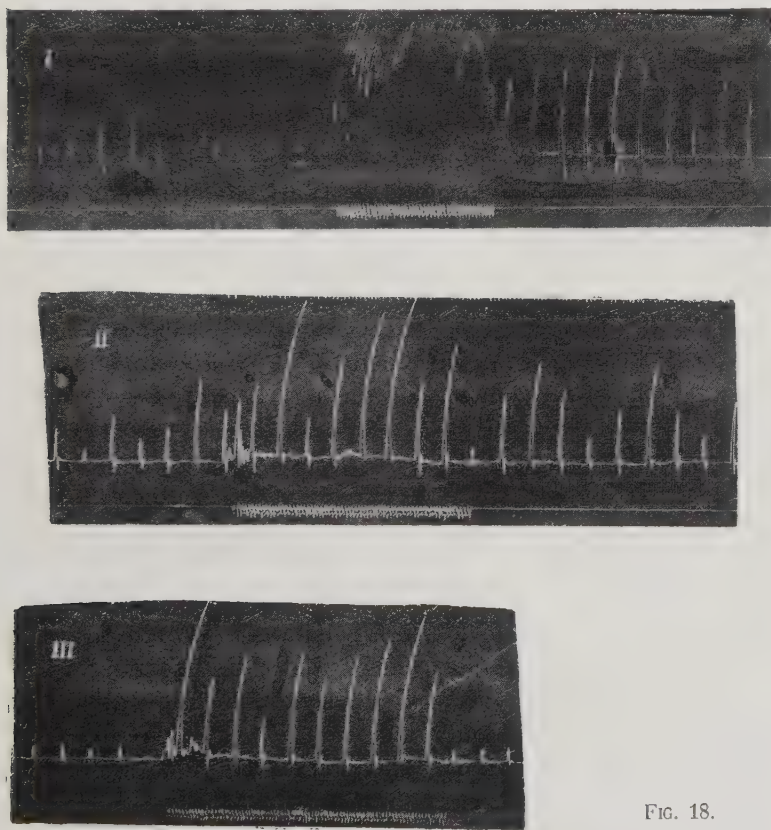


FIG. 18.

rythme rapide à la langue (marqués par un signal) pendant une dizaine de secondes, ensuite on continue la stimulation du palais seul.

Dans le graphique (I) de la fig. 18 les stimuli à rythme rapide étaient très intenses, dans les gr. (II) et (III) ils étaient faibles et conduisaient rapidement à la disparition du réflexe à partir de la langue.

On voit ainsi que l'excitation rythmée d'un filet sensitif a produit un changement non seulement aux synapses des neurones auxquels aboutissaient les fibres excitées, mais qu'elle a ébranlé ces neurones entiers de telle sorte qu'ils sont devenus excitables (alors qu'ils ne l'étaient pas auparavant) par les influx d'autres rameaux sensitifs. Ces rameaux ont certainement d'autres points de contact avec les neurones centraux que les fibres excitées rythmiquement.

Les stimuli rythmés dont le voltage est insuffisant pour déclencher le réflexe, produisent le même effet : ils font accroître l'amplitude du réflexe obtenu à partir d'un autre filet sensitif.

On arrive ainsi au fait décrit déjà par CARDOT et LAUGIER. Parmi les facteurs qui produisent la dynamogénie du réflexe linguo-maxillaire ces auteurs ont décrit la stimulation du lingual à rythme rapide et à intensité insuffisante pour produire le réflexe, et le pincement de la langue.

Or depuis les travaux de ADRIAN et de ses collaborateurs on peut être certain que le pincement de la langue engendre une série d'influx cheminant le long du nerf sensitif. Les corpuscules de Pacini, qui sont très abondants dans la muqueuse linguale produiraient, sous l'influence de la pression, des influx à fréquence de 5 à 100 par seconde (1). La fréquence varie avec la pression et diminue progressivement lorsqu'on maintient le stimulus constant.

On peut donc dire généralement que la dynamogénie du réflexe est obtenue par les influx nerveux rythmés qui arrivent au centre linguo-maxillaire. (La dynamogénie obtenue par les excitations rythmées du sciatique doit produire la même chose indirectement.)

Ainsi, lorsqu'on déclenche les réflexes linguo-maxillaires à l'aide de stimuli rythmés appliqués à un nerf sensitif, ces stimuli produisent en réalité une action double :

1° Ils donnent naissance aux réponses réflexes ;

2° Ils exercent une action dynamogénique.

Cette dernière ne paraît pas spécifique et peut être produite par les stimuli non réflexogènes avec la même facilité.

Nous pouvons résumer ainsi les principales propriétés de dynamogénie du réflexe linguo-maxillaire :

1° Elle consiste en une modification fonctionnelle de l'état du centre qui permet à un influx réflexogène de mettre en jeu les arcs élémentaires qui étaient inexcitables avant l'influence dynamogénique, à côté de ceux qui étaient excitables même avant ;

2° Elle est produite par des influx arrivant au centre avec une fréquence suffisante ;

3° La modification produite persiste un temps variable, de l'ordre de quelques minutes généralement, après la cessation de stimulation qui l'a provoqué ;

4° Le phénomène ne se limite pas aux synapses auxquelles aboutissent les influx dynamogénisants. Il paraît intéresser le neurone tout entier.

Au point de vue du mécanisme intime de la dynamogénie, on peut admettre à titre d'hypothèse, ceci :

Certains neurones intercalaires du centre sont hétérochrones par rapport aux neurones sensitifs. Les arcs élémentaires dont font partie ces neurones ne prennent normalement pas part à la réponse réflexe. Les influx rythmés qui arrivent au centre modifient (diminuent) la chronaxie de ces neurones et les rendent ainsi excitables par l'influx réflexogène du nerf sensitif.

Les propriétés résumées plus haut permettent d'étayer cette hypothèse.

1° *Les influx nerveux rythmés peuvent modifier la chronaxie des cellules auxquelles ils aboutissent.* — C'est probablement par les influx rythmés que les centres supérieurs modifient la chronaxie de neurones moteurs médullaires. Dans le domaine périphérique, entièrement accessible à l'expérimentation, on connaît de nombreux exemples de changement de chronaxie de l'organe terminal obtenu par les influx rythmés qui y arrivent. On peut citer la diminution de chronaxie de la fibre musculaire du gastro-crémien de grenouille obtenue par excitation itérative de la chaîne sympathique (L. et

M. LAPICQUE) (30), et la diminution de chronaxie des fibres musculaires de la vessie et de la rate obtenue par des stimuli rythmés appliqués aux nerfs moteurs correspondants (H. FRÉDÉRICQ) (21, 22). Cet auteur indique qu'il se sert de stimuli sous-liminaires, insuffisants pour produire la contraction des fibres musculaires innervés par ces nerfs.

2° *Le temps de dissipation de la dynamogénie est du même ordre que le temps au bout duquel la chronaxie revient à sa valeur primitive après l'excitation du sympathique* (Mme LAPICQUE) (31). — Il faut remarquer cependant que lorsqu'on produit la dynamogénie par les influx réflexogènes rythmés, elle a le plus souvent tendance à se dissiper au bout du même temps, malgré la continuation des stimuli, mais ici d'autres facteurs perturbateurs peuvent intervenir.

4° Le fait que le phénomène ne se limite pas aux synapses où il se produit, mais *concerne le neurone tout entier*, parle également en faveur de la nature chronaxique du phénomène.

D'autres recherches, et, en particulier, l'étude de la dynamogénie dans d'autres réflexes, sont nécessaires pour vérifier cette hypothèse.

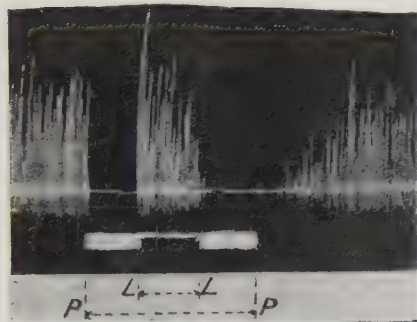
B. — INTERACTIONS ENTRE DYNAMOGÉNIE ET INHIBITION.

Les effets de la dynamogénie du réflexe linguo-maxillaire peuvent être contrebalancés par une influence inhibitrice (34).

Pour étudier ce phénomène nous produisions le réflexe linguo-maxillaire par des stimuli d'intensité invariable et de rythme lent.

Ayant ainsi les réponses réflexes d'amplitude déterminée, on exerçait séparément d'abord et simultanément ensuite une influence dynamogénique et une influence inhibitrice. Lorsque les deux agissaient simultanément l'effet était toujours intermédiaire entre ce que produisait l'inhibition seule et la dynamogénie seule.

Nous avons choisi la stimulation téтанisante du pneumogastrique (lié du côté périphérique pour éviter une action sur le cœur) pour produire l'inhibition et la stimulation téтанisante de la langue, du lingual ou du sciatique pour produire la dynamogénie. On pouvait, par un choix convenable des intensités, obtenir tous les degrés d'inhibition, pouvant aller jusqu'à la



L'excitation du pneumogast. est assez puissante pour faire disparaître le réflexe. L'excitation de la langue le fait réapparaître.



L'excitation de la langue fait augmenter l'amplitude du réflexe. L'excitation du pneumo le fait diminuer.

FIG. 19.

Chien de 13 kg. 500. Anesthésie au chloral-morphine. Réflexe produit à partir du palus.

L...L Durée de stimulation de la langue.

P...P Durée de stimulation du pneumogastrique.

disparition complète du réflexe et on pouvait le faire réapparaître par une influence dynamogénique.

Voici une autre expérience, avec plus de détails.

Chien de 7 kg. 500. Anesthésié au chloral-morphine. Le réflexe est provoqué par les ondes d'ouverture de la bobine de Du Bois-Reymond, appliquées à la muqueuse palatine, près des incisives. Les électrodes d'une autre bobine aboutissent au pneumogastrique droit (bout central) et celles d'une troisième sont piquées dans la langue.

Les excitations ont toujours été faites par deux groupes : dynamogénisante seule, inhibitrice seule et dynamogénisante et inhibitrice ensemble, ensuite inhibitrice seule, dynamogénisante seule et inhibitrice et dynamogénisante ensemble.

	I	II	III	IV	V	VI
Amplitude normale.....	18	20	11	9		3
Excit. pneumo.....	14	4	0,5	3		0
Excit. pneumo et langue..	23	6	13	13		2
Excit. pneumo.....	19	0	4,5	4		0
Réflexe seul.....	19	11	4	9	4	1
Excit. langue.....	25	26		15	16	11
Excit. pneumo et langue..	8	4		9	11	1
Excit. langue.....	19	15		10	14	2
Réflexe seul.....	20	14		7	6	2

Les différentes colonnes correspondent à des séries faites avec des intensités (distances de bobines différentes),

Comme les effets inhibiteur et dynamogénique persistent plus longtemps que les stimuli qui les ont provoqués, les chiffres obtenus ne sont pas symétriques.

Lorsque le réflexe est faible, l'inhibition est beaucoup plus persistante que lorsqu'il est initialement fort.

C. — DIMINUTION DE LA REPONSE PAR LES STIMULI A RYTHME RAPIDE

FATIGABILITÉ DU CENTRE RÉFLEXE.

L'objet de ce chapitre est l'étude de la diminution des réponses réflexes que l'on observe, lorsqu'on applique au nerf sensitif des stimuli rythmés de voltages peu élevés (voir fig. 13). Pour étudier quantitativement le phénomène, il faut éliminer autant que possible la dynamogénie qui apparaît dans les conditions semblables. Pour cela il faut se limiter aux stimuli

réflexogènes faibles et laisser un temps de repos après chaque série de réflexes pour que l'influence dynamogénisante puisse se dissiper. Chez certains chiens ces précautions sont suffisantes pour ne pas laisser apparaître de dynamogénie, même si la série d'excitations dure plusieurs minutes, chez d'autres la dynamogénie apparaît presque immédiatement et l'évolution d'amplitude des réflexes montre l'interaction de ces deux facteurs, une diminution initiale suivie d'augmentation (fig. 20).

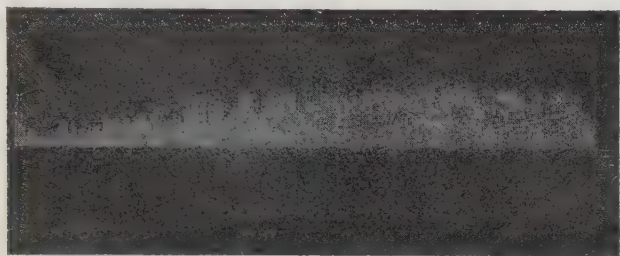


FIG. 20

Evolution d'amplitude des réflexes produits par une série des stimuli rythmés. La diminution initiale d'amplitude est suivie d'une dynamogénie.

Pour étudier l'influence dépressive des stimuli rythmés, il faut rejeter ces courbes complexes et étudier les graphiques où il n'y a que la diminution, bien que même alors on n'ait pas la certitude d'avoir complètement éliminé la dynamogénie.

La diminution d'amplitude que l'on constate est progressive d'abord. Ensuite les réflexes se stabilisent à un niveau déterminé (aux oscillations signalées dans les premiers chapitres près). Aussi bien ce niveau définitif que la période d'amplitudes variables dépendent du voltage des stimuli et de l'intervalle laissé entre deux stimuli successifs.

Si, en choisissant une intensité déterminée et maintenue constante, on fait varier l'*intervalle* entre deux stimuli successifs, on constate que le niveau auquel le réflexe se stabilise diminue avec l'intervalle.

Le graphique de la fig. 21 indique l'allure du phénomène.

10 janvier 1931. — Chien de 9 kg. Anesthésié au chloral-morphine. Branche linguale (B) du lingual droit isolée et chargée sur les électrodes. Excitation par décharges de condensateurs.

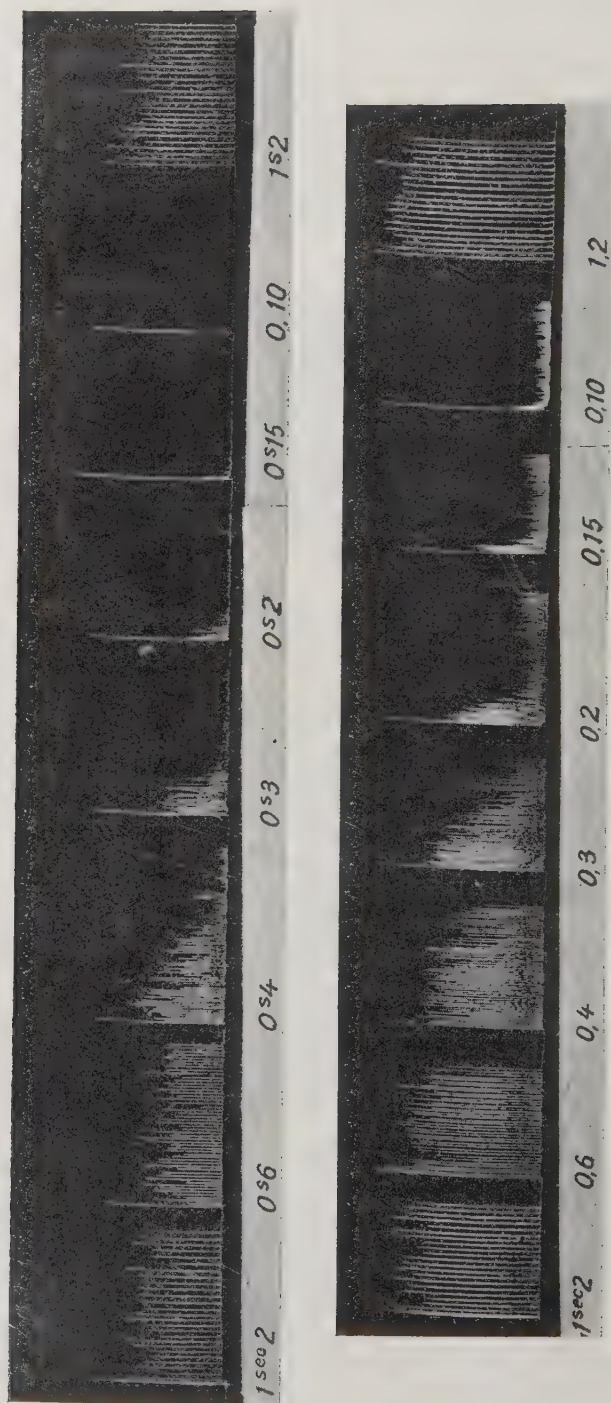


FIG. 21.

Capacité constante pendant toute la durée de l'expérience. Voltage 4 v 5 en haut et 6 v en bas. A la fin de chaque série, stimulation à rythme lent pour voir s'il n'y a pas eu de modification persistante de l'état du centre.

Pour mettre nettement en évidence la façon dont l'amplitude stabilisée croît avec l'intervalle, on a fait au cours de la même expérience des séries de réflexes plus prolongées (de plusieurs minutes), pour que le niveau définitif soit nettement atteint et l'on a établi le graphique suivant en mettant en abscisses les intervalles et en ordonnées les amplitudes stabilisées correspondantes (fig. 22).

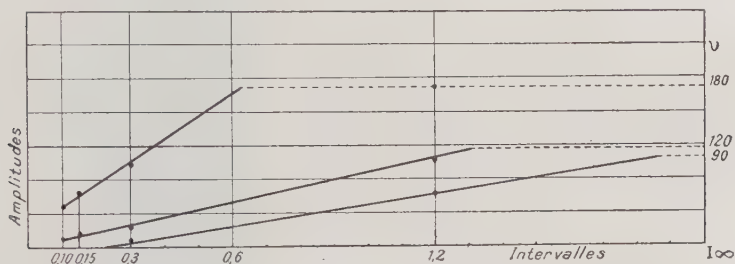


FIG. 22.

Les trois lignes correspondent aux trois voltages différents 90, 120 et 180 en unités arbitraires. A l'extrémité droite du graphique l'amplitude « normale » (celle d'un stimulus isolé) correspondant à chacun de ces voltages.

Le graphique suivant (fig. 23) a été établi de façon analogue, sauf le voltage qui a été maintenu constant au cours de cette expérience ; les différentes lignes correspondent ici à des séries de réflexes obtenues à des degrés d'anesthésie différents. Elle est de plus en plus dissipée dans l'ordre II, III, VII.

19-II-29.

Chien de 11 kg. Anesthésié au chloral-morphine. Excitation par ondes d'ouvertures d'une bobine d'induction. Electrodes : fils d'Ag. piqués dans le palais près des incisives. Enregistrement du digastrique gauche. Distance des bobines constante = 7 cm. 30.

Si l'on choisit un intervalle déterminé, on peut voir comment varie l'amplitude stabilisée avec le voltage du stimulus.

Les graphiques des fig. 24 et 25 en rendent compte.

26-I-31.

Chien de 16 kg. Anesthésié au chloral-morphine. Stimuli appliqués au lingual. Excitation par décharges de condensateurs.

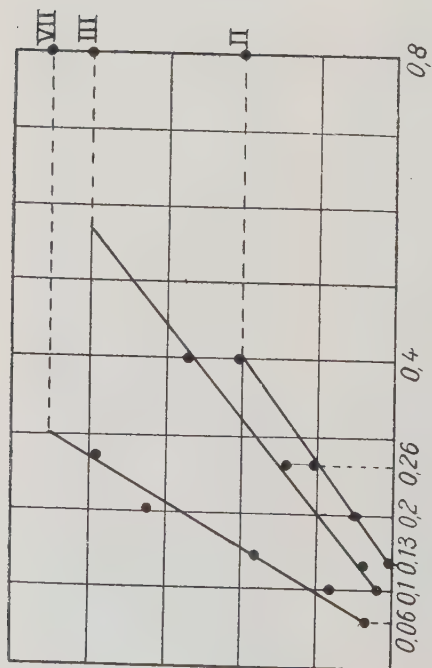


Fig. 23

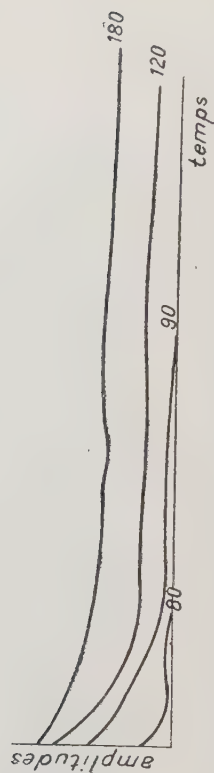


Fig. 24

10.1.31. Evolution d'amplitude des réflexes pour différents voltages (indiqués en milés arbitraires en face de chaque courbe).

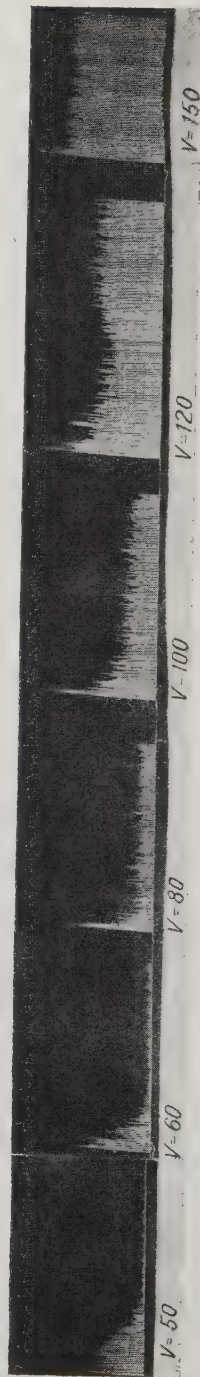


Fig. 25

26.1.31. Intervalle entre les stimuli O sec 2 ; capacité constante ; voltage en milés arbitraires, indiqué en dessous de chaque série.

(A partir du voltage 120, on constate une légère dynamogénie.)

Il résulte de ces expériences que :

- 1° L'amplitude stabilisée croît avec l'intervalle ;
- 2° Elle semble croître linéairement ;
- 3° La croissance s'arrête lorsque l'amplitude « normale » (qui correspond au stimulus isolé) est atteinte ;
- 4° L'amplitude « normale » n'est pas toujours atteinte pour le même intervalle ; elle dépend du voltage du stimulus et est atteinte plus rapidement pour les stimuli forts que pour les stimuli faibles. Ainsi dans le graph. de la fig. 22, dans l'intervalle de 1 sec. 2 les réflexes produits par les stimuli à voltage 180 sont déjà d'amplitude normale tandis qu'à 120 ils n'ont atteint que les $\frac{7}{8}$ et à 90 que les $\frac{2}{3}$ de l'amplitude normale correspondant à ces voltages ;

5° Pour les petits intervalles les réflexes disparaissent et l'intervalle pour lequel au bout de quelques secondes il n'y a plus de réflexes est également fonction du voltage du stimulus. Les réflexes obtenus par les stimuli à voltage faible disparaissent pour des intervalles plus grands que ceux qui sont produits par les stimuli forts ;

6° A mesure que l'anesthésie se dissipe, les réflexes obtenus par les stimuli rythmés de voltage invariable se comportent à peu près comme s'ils étaient obtenus à l'aide des stimuli plus forts.

Ceci a trait aux réflexes d'amplitude stabilisée. Mais le niveau définitif ne s'établit pas d'emblée. Il est précédé par une période d'amplitudes décroissantes. La durée de cette période varie avec les chiens et la profondeur d'anesthésie. Pour un degré déterminé d'anesthésie la durée de la période d'amplitudes variables dépend de la fréquence des stimuli, elle est par contre indépendante du voltage et par conséquent de l'amplitude initiale et finale du réflexe. Une seule exception sur ce point apparaît pour les stimuli très faibles : les réflexes obtenus à l'aide de ces stimuli disparaissent souvent après une ou deux réponses.

Dans le tableau des chiffres ci-joint, on voit que les légères différences de durée de la période d'amplitudes variables, que l'on constate pour différents voltages, ne sont pas systémati-

Temps au bout duquel le niveau d'amplitude constante est atteint

Date	INTERVALLE en secondes	VOLTAGE unités arbitraires	DURÉE au bout de laquelle l'ampli- tude ne diminue plus (en secondes)
10-I-31 Feuille I	0,3	60	<0,5
	0,3	90	12
	0,3	120	14
	0,3	180	12
	0,2	90	6
	0,2	120	7
	0,15	60	<0,5
	0,15	90	4
	0,15	120	3,5
	0,15	180	4
	0,10	90	<0,5
	0,10	120	2,2
	0,10	180	2,2
Feuille III	0,3	90	33
	0,3	120	29
	0,3	180	31
Feuille II	0,2	50	20
	0,2	60	17
	0,2	80	12
	0,2	100	17
	0,2	120	22
	0,2	50	20
	0,2	80	12
Feuille IV	0,15	80	1
	0,15	90	5
	0,15	120	5
	0,15	180	7
Feuille V	0,10	90	0,7
	0,10	120	3
	0,10	180	2,5

Temps au bout duquel le niveau d'amplitude constante est atteint (suite)

Date	INTERVALLE en secondes	VOLTAGE unités arbitraires	DURÉE au bout de laquelle l'ampli- tude ne diminue plus (en secondes)
26-I-31 Feuille VI	0,37	50	16
	0,37	60	14
	0,37	80	16
	0,37	100	14
	0,37	120	14
	0,25	50	3,5
	0,25	60	2,5
	0,25	70	2,5
23-VI-31 Graph. II	0,5	20	19,2
	0,5	30	21
	0,5	40	19,2
	0,5	20	24
	0,37	20	19,2
	0,37	25	16
	0,37	30	16
	0,37	35	16
	0,25	20	4
	0,25	30	4
	0,25	40	5
	0,25	20	5
	0,25	25	4
	0,25	30	6
	0,25	35	5
	0,50	20	27
	0,50	25	25
	0,50	30	26
	0,50	40	27

ques. Par contre, pour des conditions d'anesthésie sensiblement constantes, à un intervalle déterminé entre les stimuli correspond une durée déterminée de la période d'amplitudes variables.

Dans les expériences rapportées, la dynamogénie n'apparaissait pas pour les voltages employés ou n'apparaissait que tardivement. Dans ce dernier cas on mesurait le temps au bout duquel l'amplitude passait par un minimum.

Ces différentes durées correspondent d'ailleurs à un nombre de réflexes variable. Avant que la stabilisation du niveau apparaisse, il y avait un nombre de fonctionnements réflexes plus grand pour les intervalles longs que pour les intervalles brefs.

Dans le tableau suivant le nombre des réflexes d'amplitudes décroissantes correspond à la moyenne de différents voltages (on a cependant laissé de côté les chiffres aberrants correspondant aux stimuli très faibles).

	Intervalle entre les 2 stimuli successifs	Nombre des fonctionnements plus amples que ceux qui correspondent à un niveau stabilisé
10-I-31 Feuille 1	Secondes	
	0,3	39
	0,2	30
	0,15	26
Autre série	0,10	22
	0,3	93
	0,2	85
	0,15	36
26-I-31	0,10	27
	0,37	40
23-VI-31	0,25	12
	0,5	41 début de l'expérience
	0,5	53 fin de l'expérience
	0,37	44
	0,25	20

Si l'on compare l'effet dynamogénisant des stimuli rythmés à l'effet dépressif, deux différences importantes apparaissent.

1° L'action dynamogénisante paraît modifier les neurones du centre puisqu'on peut la déceler en excitant les filets sensitifs autres que ceux qui ont conduit les influx dynamogénisants, tandis que l'effet dépressif paraît se limiter aux synapses où il se produit.

2° L'effet dépressif se dissipe beaucoup plus vite que l'effet de dynamogénie.

Il ne s'agit donc pas ici de phénomènes symétriques, agissant en sens inverse.

Quelle est l'interprétation de ces faits ? On ne peut guère penser à l'intervention d'une période réfractaire quelque part sur le trajet de l'influx. Les fréquences employées ne dépassent pas 10 par seconde, il ne s'agit donc pas de la période réfractaire des fibres nerveuses. Quant à celle des centres, si elle existe, sa durée est inférieure à 0 sec. 03, car si l'on applique au nerf sensitif non pas une longue série, mais deux stimuli seulement à l'intervalle de 0 sec. 03, il y a toujours deux réponses.

Il semble que l'on peut interpréter de façon relativement cohérente cet ensemble des faits en les considérant comme une manifestation de fatigue du centre. (Il ne s'agit pas de fatigue de l'appareil moteur car si l'on applique au même rythme les stimuli au nerf moteur on ne constate aucune diminution d'amplitude des contractions musculaires — du moins pendant les durées de l'ordre de la minute qui correspond aux durées employées dans les expériences sur les réflexes. D'autre part il ne s'agit certainement pas de fatigue de la fibre sensitive parce qu'on n'a jamais signalé une fatigue de fibre périphérique normale pour les stimuli de fréquence aussi basse.)

Le réflexe linguo-maxillaire avait la réputation d'être infatigable. Quiconque a travaillé sur ce réflexe sait qu'on peut le faire fonctionner pendant de longues heures sans qu'il disparaisse. BLIER et KLEITMAN (2) affirment avoir produit chez un chien plus de 90.000 de réponses successives sans que leur amplitude soit sensiblement modifiée. Il semble cependant que si l'on veut avoir des renseignements sur la fatigabilité d'un appareil physiologique, il s'agit d'étudier non combien

de fois il peut fonctionner au cours d'une existence, mais plutôt quel est le temps nécessaire pour la restauration complète, c'est-à-dire le temps qui doit s'écouler entre deux fonctionnements successifs pour que le second ait tous les caractères quantitativement identiques au premier. Pour être sûr qu'il n'y a pas de changements imperceptibles qui apparaîtront en s'accumulant, il faut que la constance observée se maintienne pour un grand nombre de fonctionnements successifs.

Les données des expériences précédentes pourraient s'interpréter ainsi : lorsque le centre du réflexe linguo-maxillaire se trouve au repos, un stimulus réflexogène provoque une réaction réflexe d'amplitude déterminée. La capacité de fonctionnement du centre n'est cependant pas épuisée par cette réaction unique. Si l'on applique à de brefs intervalles une série de stimuli, on obtient des réflexes d'amplitudes décroissantes d'abord, d'une amplitude constante mais diminuée ensuite.

Cette amplitude stabilisée, qui pour des stimuli de valeur déterminée ne dépend que de l'intervalle entre deux stimuli successifs, peut être considérée comme un indice de restauration spontanée du centre. Elle paraît proportionnelle au temps qui s'est écoulé à partir du fonctionnement. Quant à la période d'amplitudes variables et décroissantes, elle serait déterminée par deux facteurs agissant en sens inverse : 1° L'épuisement de la capacité fonctionnelle qui n'est pas complet après un fonctionnement unique ; 2° La restauration spontanée qui se produit dans chaque intervalle et qui s'ajoute à la capacité de fonctionnement résiduelle.

Cette hypothèse est confirmée par le fait que la période d'amplitudes variables est plus longue pour les grands intervalles que pour les petits ; le degré de restauration étant plus important dans le premier cas, l'épuisement de la capacité initiale de fonctionnement s'en trouve retardé. Le nombre de réflexes bénéficiant de cette réserve initiale (ce qui se manifeste par une amplitude plus grande que l'amplitude finale stabilisée) est toujours plus élevé lorsque les intervalles entre les réflexes sont plus espacés.

Cette interprétation laisse inexpliqués les réflexes obtenus à l'aide des stimuli très faibles. Ces derniers présentent une allure différente de ceux que l'on obtient avec une gamme

assez étendue des voltages moyens et forts. Ils disparaissent très souvent au bout de 1 à 2 fonctionnements quel que soit le rythme de la stimulation.

RESUME

Le réflexe de CARDOT et LAUGIER d'abaissement de la mâchoire inférieure peut être déclenché par un stimulus électrique unique.

Les caractéristiques du réflexe dépendent à la fois du stimulus réflexogène et de l'état du centre.

L'état du centre est modifié : par son fonctionnement antérieur, par l'activité des centres voisins, par la plupart des influx centripètes y arrivant, en particulier par les influx rythmés.

Les conditions de fonctionnement réflexe lorsque le centre n'est pas fatigué par une activité antérieure et lorsqu'on évite autant que possible tout influx centripète autre que l'influx réflexogène, ont été appelées « statiques ».

Un certain nombre de propriétés : territoire récepteur, excitabilité des éléments de l'arc, différents caractères de la réponse réflexe, influence du voltage du stimulus et du degré de l'anesthésie sur l'amplitude et sur la variabilité du réflexe, etc., ont été étudiés d'abord dans les conditions « statiques ».

Ceci a permis d'étudier ensuite les influences dynamogéniques et inhibitrices qu'exercent sur le fonctionnement réflexe d'une part différents influx rythmés qui arrivent au centre et de l'autre le fonctionnement réflexe même du centre.

I

L'appareil moteur du réflexe est constitué essentiellement par les muscles digastriques, bien que parfois d'autres muscles puissent prendre part au mouvement réflexe.

Le réflexe linguo-maxillaire peut être obtenu par excitation des muqueuses linguale, palatine, gingivale, celle du plancher buccal et par excitation de certaines régions extrabuccales.

Les nerfs sensitifs de ces régions sont les différentes bran-

ches du trijumeau. Les stimuli appliqués directement aux nerfs sensitifs intacts ou aux bouts centraux de ces nerfs sectionnés provoquent l'abaissement réflexe du maxillaire.

Le réflexe « palato-maxillaire » de fermeture de la gueule, décrit par BLIER et KLEITMAN, n'existe pas.

Les données histologiques de RAMON CAJAL, ainsi que différents faits physiologiques décrits dans ce travail conduisent à admettre l'existence d'un neurone intercalaire (ou plus exactement d'un certain nombre de neurones intercalaires disposés « en parallèle ») entre les terminaisons sensitives centrales du trijumeau et les noyaux moteurs du trijumeau et du facial qui constituent les voies motrices du réflexe.

Les différents filets sensitifs ont des chronaxies différentes. Certaines sont très voisines de la chronaxie des nerfs moteurs. Les arcs correspondants peuvent être considérés comme isochrones. D'autres cependant, en particulier les fibres innervant la muqueuse linguale, ont une chronaxie jusqu'à 5 fois plus élevée que celle du nerf moteur. Ces arcs fonctionnent cependant de façon non-itérative et les réflexes obtenus ne paraissent différer en rien des réflexes obtenus dans les arcs isochrones.

La chronaxie du nerf sensitif lorsqu'on observe le réflexe croisé a la même valeur que lorsqu'on observe le réflexe direct.

Malgré l'influence importante qu'exerce sur les caractères du réflexe le degré d'anesthésie, la chronaxie des voies sensitives et des voies motrices en est indépendante. Une interprétation de ce fait est proposée.

Le réflexe est bilatéral chez le chien aussi bien pour les stimuli faibles que pour les stimuli forts.

Dans les conditions d'anesthésie utilisées l'activité des muscles antagonistes a toujours été nulle. Il n'y a eu ni relâchement simultané à la contraction des digastriques, ni contraction consécutive à celle des abaisseurs.

Les différents arcs partiels exercent les uns sur les autres l'influence qui d'après SHERRINGTON caractérise les « réflexes alliés ». En réalité elle ne s'exerce que lorsqu'un au moins des arcs est excité par des stimuli appliqués à rythme rapide.

Lorsqu'on excite simultanément à l'aide de stimuli isolés

ou très espacés plusieurs filets sensitifs, la réponse réflexe n'excède généralement pas la plus forte des réponses obtenues par excitation d'un seul de ces filets sensitifs.

Ce fait, rapproché de l'augmentation du réflexe obtenue par l'emploi d'un stimulus plus fort contredit la loi de tout ou rien dans la fibre sensitive.

La réaction réflexe maxima que l'on peut obtenir à partir de différents filets sensitifs, même très minces, n'est pas plus petite que la réaction obtenue à partir d'un gros tronc nerveux (comme le lingual en amont de toute division).

L'amplitude du réflexe diminue fortement avec la profondeur de l'anesthésie. Le seuil n'est guère modifié, mais la réponse maxima l'est de façon considérable. Dans les degrés divers de dissipation de l'anesthésie l'amplitude croît progressivement.

La réponse réflexe obtenue à l'aide des stimuli espacés et identiques n'a pas toujours la même amplitude. Les oscillations que l'on observe dépendent elles aussi du degré de l'anesthésie. Ainsi l'animal dont l'anesthésie est en partie dissipée a des réponses bien plus variables, tantôt grandes, tantôt petites ou même avortées, tandis que chez l'animal profondément anesthésié l'étalement de la courbe de fréquence diminue et la courbe elle-même devient plus régulière.

La strychnine produit une importante généralisation du réflexe. Non seulement les muscles de la mâchoire mais ceux des pattes se contractent à la suite d'un stimulus appliqué au lingual. Malgré cette généralisation, on n'observe pas de changement des chronaxies sensitives ni motrices du réflexe.

Ces faits sont discutés et une interprétation d'ensemble proposée p. 42-46.

II

La seconde partie est une étude des effets que produisent les influx rythmés arrivant au centre. C'est l'amplitude du réflexe qui est choisie comme indice de l'état fonctionnel du centre. Les stimuli réflexogènes rythmés produisent tantôt une augmentation ou une diminution de l'amplitude du réflexe, tantôt exercent une influence complexe se traduisant par une diminution initiale suivie d'une augmentation.

L'analyse montre que : l'augmentation apparaît plus facilement lorsque les stimuli utilisés sont forts, et la fréquence atteint ou dépasse 1 par seconde. L'augmentation d'amplitude commence presque immédiatement dans certains cas, au bout de quelques secondes de stimulation dans d'autres. Le maximum est atteint au bout de 15 à 60 secondes de stimulation. Ensuite une diminution très lente commence et le réflexe revient généralement à son amplitude initiale au bout de quelques minutes. Parfois cependant l'amplitude acquise semble persister très longtemps.

L'amplitude ainsi acquise est plus forte que l'amplitude maximale pour les stimuli isolés.

L'augmentation d'amplitude que produisent les influx rythmés n'est pas localisée : on peut produire les influx rythmés dans un filet sensitif A et l'on constate qu'un réflexe obtenu à partir d'un autre filet sensitif B a augmenté par rapport à son amplitude d'avant la stimulation rythmée du filet A.

Ceci indique que les influx nerveux rythmés produisent une modification de l'état du centre, qui concerne le neurone central entier et n'est pas localisée aux synapses où l'influx aboutit.

Ces effets sont identiques à ceux que CARDOT et LAUGIER ont décrit sous le nom de dynamogénie du réflexe linguo-maxillaire et en constituent un cas particulier : c'est une dynamogénie produite par les influx réflexogènes eux-mêmes, mais l'étude montre qu'elle est en tout semblable à la dynamogénie obtenue par d'autres moyens.

Une hypothèse sur la nature de la dynamogénie est proposée.

Lorsque sur le centre linguo-maxillaire s'exercent simultanément deux influences inhibitrice et dynamogénique, leurs effets s'intègrent et les réflexes obtenus ont une amplitude intermédiaire entre celles que produirait chacune de ces influences agissant seule.

Quant à la diminution d'amplitude obtenue par les stimuli réflexogènes elle apparaît pour les mêmes rythmes à peu près que l'augmentation, mais est plus manifeste pour les stimuli faibles. Elle est plus facile à étudier à l'état pur, chez les chiens chez lesquels la dynamogénie est plus difficile à provoquer ;

là où elle apparaît facilement elle masque ou complique le phénomène de diminution.

La diminution d'amplitude est progressive d'abord, elle se stabilise à un niveau déterminé au bout de quelques secondes.

Ce niveau final dépend de l'intervalle entre deux stimuli consécutifs et paraît être une fonction linéaire de cet intervalle, pour un degré d'anesthésie déterminé et pour le voltage de chaque stimulus individuel constant.

La durée de la période d'amplitudes décroissantes (avant la stabilisation) dépend de l'intervalle entre deux stimuli, elle est par contre indépendante du voltage du stimulus et par conséquent de l'amplitude initiale et finale du réflexe.

Les réflexes *très faibles* font exception, ils disparaissent après 1 ou 2 fonctionnements, même pour des intervalles relativement longs, comme 1/3 de seconde.

Le nombre de fonctionnements plus amples que ceux du niveau stabilisé dépend également de l'intervalle et diminue avec lui.

Cette action dépressive des réflexes produits à rythme rapide est, contrairement à la dynamogénie, localisée aux points d'aboutissement des influx. On ne constate pas de diminution, si l'on excite un autre filet sensitif après avoir obtenu la dépression du réflexe à partir d'un filet. La dissipation de ce phénomène est aussi plus rapide que la dissipation de dynamogénie.

Ces faits sont interprétés comme une manifestation de fatigue du centre.

BIBLIOGRAPHIE

1. E. D. ADRIAN and K. UMRATH. — The impulse discharge from the Pacinian corpuscle. *Journ. of Physiol.*, 1929-30, LXVIII, 139.
BAUM. — Voir ELLENBERGER et BAUM.
2. Z. A. BLIER and N. KLEITMANN. — Conditions affecting the linguo-maxillary reflex. *Amer. Journ. of Physiol.*, 1930, XCIV, 118.
3. F. BREMER et P. RYLAND. — Action de la strychnine sur l'excitabilité des différents éléments de l'arc réflexe. *C. R. Soc. Biol.*, 1924, XCI, 110.
4. BROcq-ROUSSEU, H. CARDOT et H. LAUGIER. — Le réflexe linguo-maxillaire chez le cheval. *C. R. Soc. Biol.*, 1923, LXXXIX, 32.
5. E. Th. VON BRUCKE. — Cité par ISAYAMA (26), p. 83.
6. H. CARDOT, A. CHERBULIEZ et H. LAUGIER. — Variations périodiques de l'excitabilité de l'arc réflexe linguo-maxillaire. *C. R. Soc. Biol.*, 1923, LXXXVIII, 1088.

7. H. CARDOT, A. CHERBULIEZ et H. LAUGIER. — L'inhibition et la dynamogénie étudiées sur le réflexe linguo-maxillaire. *C. R. Soc. Biol.*, 1923, LXXXIX, 146.
8. H. CARDOT, A. CHERBULIEZ et H. LAUGIER. — Actions inhibitrices ou dynamogéniques dans les centres suivant l'intensité de l'excitation inter-férente. *C. R. Soc. Biol.*, 1924, XCI, 1201.
9. H. CARDOT et H. LAUGIER. — Le réflexe linguo-maxillaire. *C. R. Ac. Sc.*, 1922, CLXXIV, 1368.
10. H. CARDOT et H. LAUGIER. — Le réflexe linguo-maxillaire. *C. R. Soc. Biol.*, 1922, LXXXVI, 529.
11. H. CARDOT et H. LAUGIER. — Anesthésie et réflexe linguo-maxillaire *C. R. Soc. Biol.*, 1922, LXXXVII, 215.
12. H. CARDOT et H. LAUGIER. — Contribution à l'étude de l'excitabilité réflexe : le réflexe linguo-maxillaire ; ses caractéristiques ; l'excitabilité des éléments de l'arc réflexe. *Arch. Internat. de Physiol.*, 1923, XXI, 295.
13. A. CHERBULIEZ et H. LAUGIER. — Expérience de cours pour la mise en évidence de l'action de la circulation sur l'excitabilité des centres nerveux. *C. R. Soc. Biol.*, 1926, XCIV, 1229.
CHERBULIEZ. — Voir CARDOT, CHERBULIEZ et LAUGIER.
14. M. CHIBA. — Zur Kenntnis der gleichseitigen und gekreuzten Zungenkieferreflexes. *Sitzungsber. d. Ak. d. Wissensch. in Wien, Math.-Nat. Klasse.* 1923-24, Abteil. III 132-133. Bd. 1 bis, 10 Heft.
15. A. D. A. CLARK. — Muscle counts of motor units. *Journ. of Physiol.* 1930, LXX, Proceedings, p. XVIII.
16. R. S. CREED and C. S. SHERRINGTON. — Observations on concurrent contraction of flexor muscles in the flexion reflex. *Proc. Roy. Soc.* 1926, B, C, 255.
17. N. B. DREYER and C. S. SHERRINGTON. — Brevity, frequency of rhythm, and amount of reflex nervous discharge, as indicated by reflex contraction. *Proc. Roy. Soc.* 1918, B, XC, 270.
18. J. C. ECCLES and C. S. SHERRINGTON, cité par CLARK (15).
19. J. C. ECCLES et C. S. SHERRINGTON. — Flexor reflex responses to successive afferent volleys. *Journ. of Physiol.* 1930, LXX, Proceedings, p. XXV.
20. W. ELLENBERGER et H. BAUM. — Anatomie descriptive et topographique du chien, Trad. franç. de J. Deniker, Paris, *C. Reinwald*, 1894.
21. H. FRÉDÉRICQ. — Action des nerfs du plexus splénique sur la chronaxie propre de la rate. *C. R. Soc. Biol.* 1929, CI, 489.
22. H. FRÉDÉRICQ. — Recherches sur la métachronose fonctionnelle des viscères. (Action de la faradisation subliminaire des nerfs moteurs de la vessie sur la chronaxie des muscles vésicaux du chien.) *Arch. Internat. Pharmacod. et Thér.* 1930, XXXVIII, 438.
23. J. F. FULTON. — Muscular contraction and reflex control of movement. Baltimore. *Williams and Wilkins Company*, 1926.
24. J. F. FULTON, E. G. T. LIDDELL and D. MAC RIOCH. — « Dial » as an anaesthetic for surgical operations on the nervous systems. *Journ. of Physiol.*, 1930, LXX, Proceedings, p. XXIII.
25. J. F. FULTON, E. G. T. LIDDELL and D. MAC RIOCH. — « Dial » as a surgical anaesthetic for neurological operations ; with observations on the nature of its action. *Journ. of Pharmacol. and Exper. Ther.*, 1930, XL, 423.
26. S. ISAYAMA. — Über den Verlauf des Muskelaktionstromes bei reflektorischer Erregung und bei indirecter Reizung. *Zeitschr. für Biol.*, 1924, LXXXII, 81.
KOEPPEN. Voir SCHOEN et KOEPPEN.
KLEITMAN. Voir BLIER et KLEITMAN.
27. L. LAPICQUE. — L'excitabilité en fonction de temps, Paris, *Presses Universitaires*, 1926.

28. L. LAPICQUE. — Physiologie générale du système nerveux, *Nouveau Traité de Psychologie*, de G. Dumas, Paris, Alcan, 1930.
29. L. LAPICQUE. — Le « myone », muscle strié élémentaire ; la grappe neuromyomique, unité motrice, *C. R. Soc. Biol.*, 1932, CIX, 1279.
30. L. et M. LAPICQUE. — Action des nerfs sympathiques sur la chronaxie des muscles striés, *C. R. Soc. Biol.*, 1930, CHL, 875.
31. M. LAPICQUE. — Excitabilité du sympathique en tant que modificateur de la chronaxie musculaire, *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CVII, 961.
32. LAUGHTON. — Reflex contractions of the cruralis muscle in the decerebrate and spinal frog, *Proc. Roy. Soc.*, 1923, XCV, B, 1.
33. H. LAUGIER. — Die chronaxie, Methoden und Technik in Abderhalden's Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. V, Teil 5/A, s. 719-816, *Urban und Schwarzenberg*, Berlin u. Wien, 1929.
34. H. LAUGIER et L. LUBINSKA. — Intégration des actions dynamogéniques et inhibitrices dans les centres réflexes, *C. R. Soc. Biol.*, 1929, CI, 414.
35. H. LAUGIER et L. LUBINSKA. — Sur les propriétés du réflexe linguo-maxillaire, *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CVII, 1451.
LAUGIER. Voir CARDOT, CHERBULIEZ et LAUGIER, CARDOT et LAUGIER et CHERBULIEZ et LAUGIER.
36. E. G. T. LIDDELL and C. S. SHERRINGTON. — Stimulus rhythm in reflex tetanic contraction, *Proc. Roy. Soc.* 1923, B XCV, 142.
37. E. G. T. LIDDELL and C. S. SHERRINGTON. — A comparison between certain features of the spinal flexor reflex and the decerebrate extensor reflex respectively, *Proc. Roy. Soc.*, 1923, B, XCV, 299.
38. E. G. T. LIDDELL and C. S. SHERRINGTON. — Recruitment type of reflexes, *Proc. Roy. Soc.*, 1923, B, XCV, 407.
39. L. LUBINSKA. — Sur les voies sensitives du réflexe linguo-maxillaire et sur leur excitabilité, *C. R. Soc. Biol.*, 1930, CHL, 774.
40. L. LUBINSKA. — Sur une augmentation de la contraction musculaire, obtenue par les stimuli rythmés appliqués au nerf moteur, *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CVIII, 356.
41. L. LUBINSKA. — Contribution à l'étude du clignement réflexe des paupières, *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CVIII, 1060.
42. L. LUBINSKA. — L'évolution des chronaxies du réflexe de clignement au cours de l'anesthésie, *C. R. Soc. Biol.*, 1932, CIX, 843.
LUBINSKA. — Voir LAUGIER et LUBINSKA.
43. E.-J. MAREY. — Du mouvement dans les fonctions de la vie, Paris, *Baillière*, 1868.
Baillière, 1868.
44. S. RAMON CAYL. — Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés (2 volumes). Traduction française de L. Azoulay, Paris, *Maloine*, 1909.
RYLANT. — Voir BREMER et RYLANT.
45. K. SASSA and C. S. SHERRINGTON. — On the myogram of the flexor reflex evoked by a single break-shock, *Proc. Roy. Soc.*, 1921, B, XCH, 108.
46. R. SCHOEN. — Untersuchungen über Zungen- und Kieferreflexe, *Arch. f. exper. Path. u. Pharmak.*, 1931, CLX, 29.
47. R. SCHOEN und S. KOEFFEN. — Untersuchungen über Zungen- und Kieferreflexe. II. Mitteilung. Exteroceptive Reflexe und ihre wechselnde Schaltung, *Arch. f. exper. Path. u. Pharmak.*, 1931, CLX, 343.
48. C. S. SHERRINGTON. — The integrative action of the nervous system, New Haven, *Yale University Press*, London, *Humphrey Milford*, 1906.
49. C. S. SHERRINGTON. — Some comparisons between reflex inhibition and reflex excitation, *Quart. Journ. of Exper. Physiol.*, 1908, I, 67.
50. C. S. SHERRINGTON. — Reflexes elicitable in the cat from pinna vibrissae and jaws, *Journ. of Physiol.*, 1917, LI, 404.
51. C. S. SHERRINGTON. — Break-shock reflexes and « supramaximal » contraction response of mammalian nerve-muscle preparation to single shock stimuli, *Proc. Roy. Soc.*, 1921, B, XCH, 245.

52. C. S. SHERRINGTON. — Remarks on some aspects of reflex inhibition. *Proc. Roy. Soc.*, 1925, B, XCVII, 519.
 53. C. S. SHERRINGTON. — Some functional problems attaching to convergence. *Proc. Roy. Soc.*, 1929, B, CV, 332.
 54. C. S. SHERRINGTON. — Notes on the knee extensor and the mirror myograph. *Journ. of Physiol.*, 1930, LXX, 101.
 55. C. S. SHERRINGTON and S. C. M. SOWTON. — Observations of reflex responses to single break-shocks. *Journ. of Physiol.*, 1915, XLIX, 331.
- SHERRINGTON. — Voir CREED et SH., DREYER et SH., ECCLES et SH., LIDDELL et SH., SASSA et SH.
-

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	7
I. — HISTORIQUE	14
II. — INDICATIONS TECHNIQUES GENERALES.....	20
III. — PROPRIETES STATIQUES DU REFLEXE LINGUO- MAXILLAIRE	25
A. — APPAREIL MOTEUR	26
B. — CHAMP RÉCEPTEUR	27
C. — STRUCTURE HISTOLOGIQUE DU CENTRE LINGUO-MAXIL- LAIRE	30
D. — EXCITABILITÉ	36
E. — CARACTÈRES DE LA RÉPONSE RÉFLEXE.....	43
1. — Bilatéralité et activité des antagonistes.....	43
2. — Les arcs « alliés » et les réponses réflexes consécutives à l'excitation simultanée de plusieurs filets sensitifs.....	44
3. — Les réponses réflexes maxima.....	48
4. — L'amplitude de la réponse réflexe.....	50
5. — Variabilité de la réponse réflexe.....	53
6. — Influence de la strychnine sur le réflexe lin- guo-maxillaire	55
F. — CONCLUSIONS CONCERNANT LE FONCTIONNEMENT RÉ- FLEXE DANS LES CONDITIONS « STATIQUES »	59
IV. — PROPRIETES « DYNAMIQUES » DU REFLEXE LIN- GUO-MAXILLAIRE	66
A. — AUGMENTATION DE LA RÉPONSE PAR LES STIMULI A RHYTHME RAPIDE	66
B. — INTERACTIONS ENTRE DYNAMOGÉNIE ET INHIBITION....	78
C. — DIMINUTION DE LA RÉPONSE PAR LES STIMULI A RYTHME RAPIDE	80
RESUME	91

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

- I. — INTERVENTION ET RÔLE DE COMPOSÉS
PHOSPHORÉS DANS LA CONTRACTION
MUSCULAIRE.
- II. — THÉORIES DE OUCHTOMSKY SUR LE
FONCTIONNEMENT DES REFLEXES.

Vu et approuvé :

Paris, le 9 juillet 1932

Le Doyen

de la Faculté des Sciences

CH. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

*Le Recteur de l'Académie
de Paris*

S. CHARLÉTY.

IMPRIMERIE DU PALAIS
20, Rue Geoffroy-l'Asnier
PARIS (IV^e)